VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ

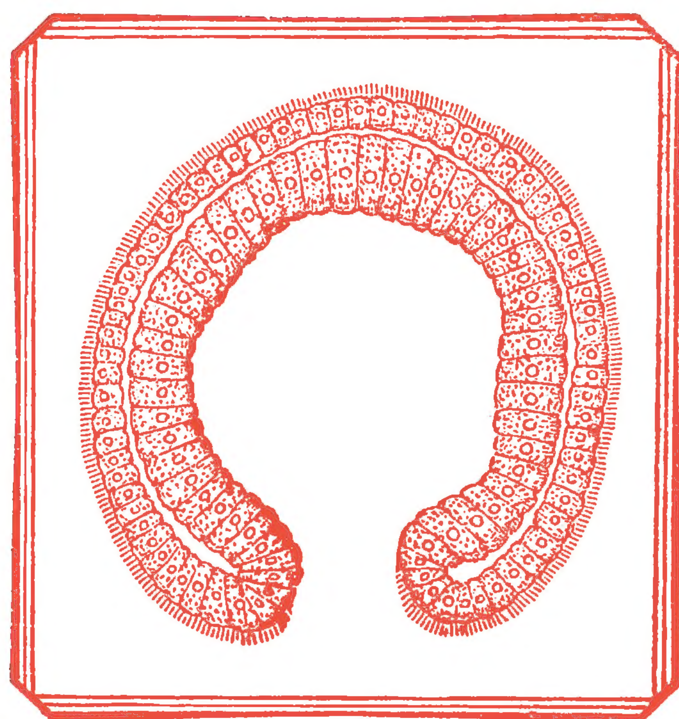


А. О. КОВАЛЕВСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ РАБОТЫ



РЕДАКЦИЯ, БИОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК
И КОММЕНТАРИИ
А. Д. НЕКРАСОВА и Н. М. АРТЕМОВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1951

Под общей редакцией Комиссии Академии Наук СССР
по изданию научно-популярной литературы и серии
«Итоги и проблемы современной науки»

Председатель Комиссии академик *С. И. ВАВИЛОВ*

Зам. председателя член-корреспондент Академии Наук СССР
П. Ф. ЮДИН


ИЗБРАННЫЕ РАБОТЫ * А.О. КОВАЛЕВСКИЙ *

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ
AMPHIOXUS LANCEOLATUS

При посещении Неаполя в 1864 г. моей первой заботой было изучить историю развития *Amphioxus*.[1] К сожалению, зимние месяцы были неблагоприятны для таких занятий, так как *Amphioxus*, как я узнал позднее, мечет икру только летом. Но уже в январе и декабре половые продукты производили на первый взгляд впечатление вполне созревших, и сперматозоиды имели свою характерную форму, описанную еще Кёлликером (Kölliker).* Предпринятые тогда опыты по оплодотворению были безрезультатны, и не оставалось ничего другого, как выждать время, когда *Amphioxus* сам выбросит яйца. Только 18 мая мне удалось наблюдать в песке на дне стеклянного сосуда, где ланцетники находились в большом количестве, белые тельца, которые оказались яйцами. Подвергнув животных тщательному наблюдению, я заметил, что большое количество яиц выбрасывалось через р о т о в о е о т в е р с т и е. Отложенные яйца лежали сначала маленькими комками по 10—20 штук вместе. При дальнейших и повторных наблюдениях за кладкой яиц неизменно оказывалось, что выбрасыванию яиц предшествовало выбрасывание самцом семени.

Только что отложенные яйца состояли из темного желтка и очень мало отставшей от него желточной оболочки. По мере проникновения воды желточная оболочка поднималась все более, пока, наконец, не достигала положения, показанного на рис. 1. В проходящем свете желток казался совершенно темным гомогенным круглым телом, которое при ближайшем

* K ö l l i k e r. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1843.

исследовании, при раздавливании, состояло из совершенно прозрачной плазмы и очень мелких жировых пузырьков. Диаметр яйца не превышал 0,105 мм. Я не мог найти ядра в оплодотворенных яйцах,[2] хотя в неоплодотворенных, взятых из яичника, оно всегда очень ясно выступало; но этим я отнюдь не хочу сказать, что ядро исчезает; я знаю, как трудно зачастую разыскать ядро в оплодотворенном яйце.

Приблизительно через час после того, как яйцо отложено, на нем можно было заметить несколько неправильных морщинок, которые вскоре оказывались началом процесса деления, или дробления, и на этих же яйцах видно было образование борозды, углублявшейся все больше и больше, пока она не разделяла яйцо пополам. Я должен упомянуть, что уже во время деления в каждой половине яйца ясно различалось ядро в виде несколько более светлого места, становившееся особенно отчетливым при слабом сдавливании яйца. Рис. 2 представляет такое яйцо. По прошествии нескольких минут после начавшегося деления яйцо распадалось на два шара дробления, с ясно наблюдаемым ядром в каждом. Как на самом желтке, так и на обоих шарах дробления невозможно было найти никакой оболочки. Дальнейшее развитие начинается с деления ядра в каждом отдельном шаре дробления, и, после того как оба ядра разделились, распадается и каждый шар дробления надвое; таким образом возникают четыре шара, лежащие друг подле друга, несколько сжимающиеся и уже ограничивающие в середине небольшое пространство, выступающее с еще большей ясностью на дальнейших стадиях. Четыре шара дробления делятся теперь путем так называемого экваториального деления на восемь шаров, из которых четыре лежат вверху, а четыре — внизу (рис. 5). В прошлом году * я не так тщательно наблюдал это деление и описал его несколько иначе; в нынешнем году благодаря новым и более длительным исследованиям я убедился, что образование восьми сегмен-

* А. Ковалевский. История развития *Amphioxus lanceolatus*. 1865.

тационных шаров происходит именно так, как я здесь указываю.

Восемь шаров дробления делятся каждый в свою очередь на два и образуют, таким образом, полый шар, ограниченный шестнадцатью шарами, или клетками (рис. 6). Все образование на этой стадии несколько растянуто в ширину; различают уже довольно пространную центральную полость и 16 окружающих ее конических клеток. Последующие изменения состоят теперь в продолжающемся делении клеток и сопровождающем его росте полости. Так, через ряд переходов мы доходим до стадии, изображенной на рис. 8, которая представляет полый шар с большой полостью и тонкими, состоящими из одного ряда клеток стенками. Яйца достигают этой стадии приблизительно через 4 или 5 часов, иначе говоря, около полуночи, так как яйца никогда не откладываются раньше семи или восьми часов вечера.

Яйца *Amphioxus* на всех стадиях дробления весьма легко сохраняются, и у меня есть почти полный набор препаратов от начавшегося деления до этой стадии. Яйца консервировались в смеси слабой уксусной кислоты и глицерина.

Одновременно с увеличением количества клеток идет также постепенное растворение желточных телец или жировых капелек, и клетки становятся теперь значительно прозрачнее. Яйцо становится также больше и имеет теперь приблизительно 0,17—0,20 мм. С этой стадии начинается собственно формирование эмбриона. Все образование утрачивает круглую форму и становится сначала овальным (рис. 9); затем можно видеть, что одна стенка овала совершенно уплощается и начинает мало-помалу загибаться, или впячиваться внутрь (рис. 11). Впячивание идет все дальше, и эмбрион вскоре принимает форму, представленную на рис. 13. Несколько раз удавалось проследить весь процесс на одном и том же яйце. Он проходит вообще крайне быстро, и меньше чем в течение часа яйцо из стадии, изображенной на рис. 8, переходит в стадию рис. 13.

Если мы теперь окинем взглядом описанные процессы, то найдем, что пространство *h*, замеченное нами уже при делении на четыре шара, — так называемая полость дробления, или, по имени лица, ее открывшего, бэровская полость, — во время дробления все растет и что при впячивании одной стороны бластодермы эта полость редуцируется до незначительного пространства (рис. 13, *h*), которое еще разделяет оба слоя эмбриона. Эмбрион состоит теперь из двух слоев, или зародышевых листов — внешнего и внутреннего; мы можем таким образом сравнить его с зачатком зародыша птичьего яйца, яйца млекопитающего и черепахи, когда они состоят еще из двух листов. Аналогия с другими позвоночными животными является, может быть, еще более значительной. Если сравнить рис. 15 из статьи Рейхерта (Reichert) об истории развития морской свинки с нашими рисунками (рис. 8 и 9), то сейчас же бросается в глаза сходство этих обеих форм развития. На нашем рисунке центральную полость окружает не вполне прозрачный слой клеток; то же впечатление оставляют яйца на рис. 15 и 19 рейхертовской статьи. Изображенные в ней на рис. 30, 32 и 33 яйца всецело совпадают с нашими рис. 14 и 15, так что невольно сравниваешь эти две стадии, тем более что обе они представляют первую из последующих ступеней развития распавшегося на клетки яйца. За наличие сегментационной полости в яйцах позвоночных животных, развивающихся по типу морской свинки, говорит то обстоятельство, что у всех беспозвоночных животных, у которых отмечена полная сегментация яйца, если не примешивалось питательного желтка, всегда находили сегментационную полость.

Мы оставили эмбрион на рис. 14. Дальнейшие непосредственно примыкающие сюда изменения выражаются теперь в умножении числа клеток и неуклонно продолжающемся сужении внешнего отверстия полушария. Благодаря этому полушарие вскоре принимает вид фигуры на рис. 15, причем отверстие *a* занимает теперь лишь незначительную поверхность всего эмбриона. Эмбрион имеет теперь форму несколько вытя-

нутого в длину полого шара, стенки которого состоят из двух ясно отграниченных клеточных слоев. Центральное полое пространство сообщается с внешней средой при помощи отверстия *a*. На рис. 16 тот же эмбрион представлен в продольном разрезе, и мы видим, что внешний его слой составлен из значительно более низких клеток, внутренний же, напротив, из вдвое и втрое более длинных. В структуре клеток обоих слоев также заметно небольшое различие. Клетки внутреннего слоя крупнее, содержат значительно большее количество жировых или желточных телец и поэтому кажутся несколько темнее. В клетках обоих слоев всегда можно видеть очень ясное ядро, которое и в том и другом слое постоянно лежит ближе к свободной поверхности клеток, иначе сказать, в клетках наружного слоя — несколько ближе к внешнему краю клетки, а в клетках внутреннего слоя — несколько ближе к центральной полости (рис. 16).

Наружная поверхность уже теперь покрывается мерцательными ресничками, и эмбрион начинает вращаться в яйцевой оболочке. Чаще реснички появляются у эмбрионов, представленных нами на рис. 14. Появление ресничек на наружной поверхности эмбриона позвоночных животных до сих пор еще не наблюдалось; утверждение Бишофа (Bischoff),* что яйцо кролика еще в яйцеводе покрывается ресничками и вращается, я считаю совершенно невероятным; судя по рисункам самого Бишофа, можно предположить, что вращение желтка зависело от движения хвостов проникших в желток сперматозоидов. Я часто замечал, что едва оплодотворенные яйца кольчецов и иглокожих (*Nerine*, *Ophiura*, *Pantacta* и др.) тотчас же по оплодотворении плавают кругом в стакане и при сильном увеличении кажутся покрытыми нежными тонкими нитями. Эти нити во всех наблюдавшихся мною случаях оказывались неизменно хвостами

---

* Bischoff. Ueber das Drehen des Dotters im Säugethiereie während des Durchganges desselben durch den Eileiter. Tab. I, Fig. 6. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1841.

вбуравившихся в желточную оболочку сперматозоидов. Что яйцо кролика в н у т р и zona pellucida покрыто подобными нитями, также ничего не значит, поскольку сам же Бишоф рисует здесь ряд сперматозоидов, проникших в это пространство. Что касается вращательного движения щучьего яйца, то оно наверное зависит от сокращений самого желтка, но отнюдь не от ресничек.

Все усилия изучить образование ресничек на поверхности эмбриона *Amphioxus* оказались тщетны; реснички наблюдаются исключительно в тот момент, когда начинается их движение. Уже на этой стадии эмбрион часто прорывает яйцевую оболочку и свободно плавает в стеклянном сосуде кругом, все время описывая спиральные линии или круги. Непосредственно следующие за этим изменения заключаются в том, что эмбрион теперь значительно вытягивается в длину, причем отверстие *a* сдвигается на одну сторону, постоянно сокращаясь в размерах (рис. 17); одновременно начинается также уплощение одной из сторон эмбриона, и оба слоя клеток, составляющих эмбрион, несколько расходятся друг от друга, так что пространство между обоими слоями, имевшее вид только полоски, представленной на рис. 13, 16 и 18, *h*, обращается теперь в совершенно ясно выраженную полость [3] (фиг. 18), которая, как мы увидим, переходит в полость тела.

До сих пор у нашего зародыша мы не находили никаких отличительных признаков эмбриона позвоночного животного; личинка,[4] теперь уже очень быстро кружащаяся в воде, могла бы быть личинкой животного любого типа.

Зародыш совершенно до мельчайших деталей походит на личинку соответствующей стадии *Phoronis*,* *Limnaeus* ** (что зародыш *Limnaeus*, вопреки данным Леребуле (Lereboulet), покрыт мерцательными ресничками, я слышал от

* А. К о в а л е в с к и й. Анатомия и история развития *Phoronis*. Табл. II, рис. 11.

** Lereboulet.

Мечникова, а также и сам убедился в этом), *Asteracanthion berylinus* Ag.,* *Ophiura* и *Echinus* по моим собственным еще неопубликованным наблюдениям, и, если не учитывать реснички, наша личинка совпадает также с соответствующей стадией сагитты ** и асцидий *** (*As. intestinalis* и *Phallusia mammillata*); если же мы представим себе, что сегментационная полость наполнена питательным желтком, то наша личинка будет похожа и на личинок *Escholtzia* **** (табл. II, рис. 23), *Cestum* (табл. III, рис. 38) и *Sepiola*.***** У всех перечисленных здесь зародышей образование обоих слоев или листов (наружного и внутреннего) происходит совершенно одинаково. У всех после деления желтка возникают полость дробления и окружающий ее слой клеток (у упомянутых мною яиц с питательным желтком, у *Ctenophora* и *Sepiola*, последний занимает место полости дробления) — бластодерма, впячивающаяся с одной стороны и образующая первый зачаток кишечного канала. У всех упомянутых здесь эмбрионов полость дробления или заполняющий ее желток переходит в полость тела будущего животного; оставшееся от впячивания отверстие становиться анальным,[5] и, наконец, ротовое отверстие образуется через прободение слившихся впяченного слоя клеток и стенки тела. Уже сопоставление всех этих фактов дает нам известное право видеть в описанном образовании основной план, по крайней мере для очень многих форм. В ряде приведенных нами животных имеются представители различных типов, а именно: из *Coelenterata* — *Ctenophora*,

* Alex. Agassiz. Embryology of the Starfish. Table I, Fig. 27 and 28 (реснички на рисунке не приведены).

** А. Ковалевский. Анатомия и история развития *Phoronis*. Табл. II, рис. 15.

*** A. Kowalevsky. Entwickelungsgeschichte der einfachen *Ascidien*. Taf. I, Fig. 10, 13, 14.

**** A. Kowalevsky. Entwickelungsgeschichte der Rippenquallen. Mem. de l'Acad. Imp. d. sci. de St. Petersb., ser. VII, t. X, 1866.

***** Мечников. Эмбриональное развитие *Sepiola*. П., 1867.

из *Echinodermata* — *Asteracanthion berylinus*, *Echinus* и *Ophiura*, из червей — *Phoronis* и *Sagitta*, из моллюсков — асцидии[6] и *Limnaeus* и, наконец, из позвоночных — *Amphioxus*.[7]

Таким образом, первое образование зародышей у всех этих различных животных совершенно сходно, и только при дальнейших изменениях мы видим появление различий, характеризующих каждый отдельный тип. Мы проследим здесь изменения, претерпеваемые только личинкою *Amphioxus*; что же касается других животных, то мы ссылаемся на выше приведенные статьи.

На рис. 18 мы уже видели, что одна сторона эмбриона постепенно уплощается; одновременно замечаем, что края уплощенной стороны начинают подниматься (рис. 19), благодаря чему на верхней стороне эмбриона возникает довольно глубокая и широкая борозда (рис. 19 и 20), которая вскоре замыкается в трубку. Подымающиеся края представляют собой спинные валики, и они замыкаются в нервную трубку. Проследить процесс шаг за шагом не было никакой возможности. Эмбрион плавает с такой быстротой, что почти не удается его уловить; вместе с тем он делается теперь совершенно непрозрачен. Когда эмбрион обращен к наблюдателю передним концом, получается рис. 20. С образованием спинных валиков и их замыканием связаны и другие процессы. Уже на эмбрионе рис. 19, когда он во время своего вращения становится косо по отношению к наблюдателю, можно заметить, что как внутренний клеточный слой, так и внешний отделяют ряд клеток (рис. 20). Наблюдая сбоку, можно увидеть ряд еще едва заметных полосок, которые уже на рис. 21, *s* выступают как ясно выраженный ряд мышц. Чтобы выяснить образование этих полос, я обрабатывал эмбрион уксусной и хромовой кислотами и исследовал затем расщипанные кусочки.

Таким путем я убедился, что мышечные полоски образуются из клеток, происходящих из зародышевых листов; но образуются ли они т о л ь к о из клеток, происходящих и с к л ю ч и т е л ь н о от верхнего листа, или в этом, быть

может, принимают участие также клетки, отделившиеся от внутреннего листа, — утверждать с уверенностью я не могу. Уже во время замыкания спинных валиков можно наблюдать просвечивающий между мышечными полосками клеточный тяж, составленный из многих клеток (рис. 21, *ch*). Я не мог исследовать, как образовался этот тяж, но я думаю, что он возник из клеток верхнего мышечного листа. На рис. 22 тот же эмбрион изображен сверху, и мы видим здесь просвечивающую кишечную полость с ее стенками, а также мышечные полоски, тянущиеся по обеим сторонам, и под ними тяж клеток. На рис. 23 мы видим уже основные признаки позвоночного животного, а именно, в виде трубок находят кишечный канал и нервную систему, а между ними — chorda dorsalis; мышцы лежат здесь в виде двух рядов пучков.[8]

Стадия, непосредственно следующая за этим, воспроизведена у нас на рис. 23. Эмбрион имеет возраст от 20 до 24 часов. Внешний эпителий повсюду довольно тонок, только на переднем и заднем концах он состоит из весьма удлиненных клеток; эмбрион покрыт еще на всей поверхности нежными ресничками; chorda dorsalis, состоявшая у эмбриона на рис. 21 из незначительного числа крупных клеток, здесь представляет ряд маленьких клеток, границы которых уже ясно не различимы. В центральной части клеток появляются сначала маленькие, сильно преломляющие свет зернышки, становящиеся по мере роста большими, неправильной формы телами, из которых происходит вещество собственно chorda dorsalis. Мышцы обособлены по обеим сторонам эмбриона в виде правильных пластинок, теряющихся кпереди. Кишка все еще представляет спереди слепой мешок, сообщающийся с внешней средою только через лежащее сбоку заднепроходное отверстие *a*. Стенки кишки состоят из ряда очень длинных цилиндрических клеток с ясным ядром.

Недалеко от переднего конца chorda находим отчетливо выраженный плоский диск *s*, становящийся позднее органом

чувств.[9] Нервная система состоит из трубки с очень большой полостью и тонкими стенками. Та сторона стенки, которая прилегает к chorda, состоит из очень мелких и плоских клеток; верхняя стенка во многих случаях, как мне кажется, еще не дифференцировалась от эпителия, иначе говоря, верхняя клеточная стенка нервной трубки еще не отделилась от эпителиальных клеток, хотя спинные валики уже давно слились. Я объясняю это тем, что спинные валики, сходясь своими краями, соприкасаются с наружными клетками и что эти клетки сначала извне ограничивают вновь возникшую полость и лишь впоследствии делятся в свою очередь, причем нижняя часть отделившихся клеток образует верхнюю стенку нервной трубки. Полость широкой нервной трубки продолжает еще открываться наружу у этих эмбрионов через отверстие *x*.[10] Это отверстие мы можем рассматривать как остаток спинной щели, имеющейся также у зародышей всех других позвоночных животных; только здесь это отверстие, повидимому, сохраняется несколько дольше.* В скором времени меняется форма эмбриона; передний конец значительно заостряется (рис. 24) и одновременно стенки внутренней трубки (кишечного канала) и тела на небольшом пространстве с правой стороны[11] сливаются приблизительно в том месте, где заканчивается спереди слепой мешок кишечного канала; вследствие уплотнения ткани сначала образуется более темное пятно. В середине этого более темного поля появляется вскоре отверстие, образующееся путем расхождения слившихся клеток. Возникшее таким образом отверстие ограничено валикообразно приподнятыми краями. Это отверстие представляет собой р о т о в о е отверстие *o*.

Наряду с образованием рта происходят также другие изменения. Маленькие мерцательные реснички, покрывающие всю

---

* Когда я позднее, в августе, изучал развитие асцидий, мне бросилось в глаза подобное же отверстие, через которое у этих животных эмбриональная нервная трубка сообщается с внешней средою. Entwick. der Ascidien, Taf. II, Fig. 19, 20, *d*.

поверхность эмбриона, исчезают, и вместо них на каждой клетке эпителия находится длинный мерцательный волосок (рис. 25); благодаря их колебаниям эмбрион медленно плавает в воде. Передний конец эмбриона совершенно теряет мерцательные реснички. На нижней стороне, неподалеку от рта, образуются две маленькие бородавочки, на которых находятся две длинные с продольными полосками осязательные нити (рис. 24, *p*); при обработке уксусной кислотой выясняется, что эти осязательные волоски состоят из длинных слившихся вместе ресничек. Несколько впереди от упомянутых бородавочек видны две железы, состоящие из правильных небольших клеток и открывающиеся наружу на нижнем конце эмбриона.* Железы имеют весьма незначительный просвет, обыкновенно до такой степени заполненный клетками, что его можно найти только с трудом. Эти железы были уже описаны Пагенштехером (Pagenstecher) и Лейкартом (Leukhardt),** а также Максом Шульце (Max Schultze). Подобное образование было открыто тем же Максом Шульце у *Petromyzon Planeri*. Оно имеется также у зародыша лягушки. У взрослого или даже у более развитого *Amphioxus* совершенно ничего не остается от этих желез.

Дискообразный орган *s* (рис. 24) развился теперь в мерцательный диск. Chorda dorsalis состоит из заметной оболочки хорды *c* и центральной части, из гомогенного вещества и образующихся в нем сильно преломляющих свет неправильных телец. Эти тельца, которые мы видели уже на рис. 23, вначале состояли из очень маленьких, сильно преломляющих свет зернышек, которые, постепенно вырастая, приобрели представленную здесь форму. Но одновременно с тем в гомогенном веществе появляются новые подобные же тельца, которые

* Подобную железу я нашел у зародышей аппендикулярий. У меня была возможность проследить развитие *Ap. acrocerca*, начиная от яйца. Развитие всецело совпадает с развитием простых асцидий.

** Leukhardt und Pagenstecher. Untersuchungen über niedere Seethiere. Arch. f. Anat. und Physiol., 1858.

образуются сначала в непосредственной близости от оболочки (рис. 29, *c*), мало-помалу вырастают и вклиниваются между уже существующими тельцами. На противоположной стороне хорды происходит тот же процесс, и растущие навстречу друг другу вещества сливаются (*de*); таким образом получается, наконец, ряд пластинок, составляющих в своей совокупности chorda dorsalis. Такое образование хорды наблюдал уже Макс Шульце.* После всего сказанного едва ли еще есть надобность упоминать, что эти пластинки вовсе не являются клетками. Итак, хорда состоит из оболочки и из выделенного последней вещества. Не могу не упомянуть здесь об аналогичном образовании осевого тяжа в хвосте личинок у асцидий. Подобным образом, как у *Amphioxus*, первый зачаток хорды появляется в виде простого ряда клеток; между ними откладывается более плотное вещество, которое вытесняет центральные части всех клеток и в конце концов сливается, образуя плотную ось, отличающуюся только тем от chorda dorsalis *Amphioxus*, что у последнего она состоит из ряда неслившихся между собой пластинок, а у асцидий — из слившихся.**

Нервная система заслуживает особого упоминания; она представляется в форме простого жолоба, составленного лишь из одного ряда клеток. На переднем конце нервный жолоб несколько расширен и здесь замечается размножение клеток, благодаря чему свободное центральное пространство — просвет трубки — заполняется клетками (рис. 24). Ряд клеток, составляющих стенки трубки, представлен в более крупном масштабе на рис. 26; клетки имеют весьма ясное пузыреобразное ядро, несколько зернышек, сильно преломляющих свет, и состоят из прозрачной, как стекло, протоплазмы; ясно видны границы клеток; оболочка ли это, я не могу с уверенностью сказать. Отверстие (рис. 23, *x*), посредством кото-

* Max Schultze. Beobachtungen junger Exemplare von Amphioxus. Zschr. d. wiss. Zool., Bd. III, 1852, S. 416.

** A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Taf. II, Fig. 25, 26, *rr*.

рого центральный канал сообщался с внешнею средою, теперь замкнулось.

Дальнейшие изменения состоят в образовании жабер и в общем росте зародыша. Вскоре после образования рта можно заметить, что у нижнего края (рис. 27) стенка кишечного канала сливается со стенкой тела *b*, и скоро на этом месте появляется отверстие; это — первая жаберная щель. Это вновь возникшее отверстие недолго остается на указанном месте (рис. 28), сдвигаясь на одну из сторон тела (рис. 30), а именно на сторону, противолежащую ротовому отверстию. После образования первой жаберной щели идет совершенно таким же порядком образование второй (рис. 31, *b*). Образовавшаяся вторая щель в свою очередь перемещается на ту же сторону, где лежит уже первая. Весьма редко удается наблюдать образование третьей щели; я имел возможность видеть только зачаток этой щели.[12]

Эмбрион все еще покрыт длинными мерцательными ресничками, по ресничке на каждую эпителиальную клетку. Выведенные из яиц зародыши не развиваются дальше в стеклянных сосудах. У большинства этих зародышей вследствие ударов о стенки сосудов передний конец загибается кверху или книзу или необычайно утолщается, и эмбрионы умирают. Чтобы получить дальнейшие стадии, мне пришлось прибегнуть к ловле их мюллеровской сеткой.[13] Но и лов был не очень удачен; мне удалось всего лишь раза два поймать личинок, у которых было три жаберных щели, а четвертая находилась в процессе образования. Все три щели лежали на одной стороне эмбриона (рис. 32). На другой стороне находилось только ротовое отверстие и не было никаких жаберных щелей. Личинок между этой стадией и стадиями, воспроизведенными на рис. 33, я не наблюдал.

Все описанные нами эмбрионы, начиная с рис. 30, имеют ясно обособившийся брюшной сосуд, который на своем переднем конце, вблизи первой жаберной щели, делится на две ветви, исчезающие в области предполагаемых желез. Удается

также увидеть ствол сосуда совсем на переднем конце перед ротовым отверстием, но связи его с брюшным сосудом я не мог установить. Что касается происхождения этих сосудов, то мне не удалось составить вполне ясного представления об их образовании. Мне казалось (и особенно отчетливо в отношении переднего конца), что стенки сосуда возникают из свободно лежащих в полости тела клеток (соединительнотканных клеток), складывающихся сперва в плотный тяж, и что просвет образуется лишь вторично. Чтобы лучше изучить брюшной сосуд, необходимо оставить на некоторое время личинку на предметном стекле под слабым давлением; тогда она оттягивает немного кверху свой кишечный канал, и видно, что между стенкой кишечного канала и брюшной стенкой тела проходит совсем тонкий, ритмически сокращающийся сосуд. Брюшной сосуд можно проследить до конца хвоста; на переднем конце, где он дает несколько ветвей вниз, последние оканчиваются слепо замкнутыми разветвлениями (рис. 30), напоминающими отчасти соединительнотканные клетки.

Одновременно с описанными изменениями эмбриона, наряду с развитием жаберных щелей идет также дальнейшее развитие нервной системы, выражающееся в увеличении числа клеток нервной трубки. На стадиях, представленных на рис. 33 и 34, уже очень трудно увидеть центральный канал сбоку; вся трубка спинного мозга наполнена теперь свободными клетками. Все эти клетки происходят от клеток эпителия первоначальной нервной трубки. Ни у одного из описанных эмбрионов нельзя еще видеть нервных нитей.

Теперь мы подходим к стадии, уже описанной Максом Шульце, Лейкартом и Пагенштехером. Рассматривая эмбрион сбоку, мы видим, что он еще несимметричен: ротовое отверстие лежит на одной стороне, все еще в форме широкого углубления; на противоположной стороне мы видим обе железы[14] и на нижнем краю — ряд толстых, широких полос, которые имеют вид губ и описывались как наружные жабры. Рассматривая тот же эмбрион снизу (рис. 34), мы замечаем спереди

несколько расширенный треугольный передний конец; затем, справа, видно незначительное возвышение стенки тела; это место, где лежит ротовое отверстие *o*.[15] Средняя линия занята рядом щелей *b*, из которых каждая окружена валикообразным возвышением *c*. Рис. 33 и 34, *bb*, представляют, таким образом, те же образования, только с различных сторон; видимо, торчащие наружу жабры при рассматривании сбоку являются собственно не чем иным, как валикообразно утолщенными краями *c* двух лежащих друг возле друга жаберных щелей. Чтобы исследовать ток воды при дыхании этих зародышей, я прибавил к воде несколько зернышек кармина и заметил, что наибольшая часть воды, поступавшей в ротовое отверстие, через эти жаберные щели вновь возвращалась наружу, и только очень незначительная часть карминовых зернышек проникала дальше в кишечный канал.

У эмбрионов, нисколько не отличающихся от изображенных па фиг. 34 по величине и количеству жаберных щелей, можно заметить, что на стороне, противоположной ротовому отверстию, под складкой *l*, появляется ряд темноватых пластинкообразных телец (рис. 35); у других зародышей мы находим, что подобные пластинки имеют уже в середине отверстие (рис. 36) и вообще обладают формою жаберных щелей. Образование этих жаберных щелей происходит совершенно так же, как и образование первых щелей, а именно стенки кишечного канала сливаются со стенкою тела, вследствие чего появляется более темный кружок; в центре этого диска образуется жаберная щель. При дальнейших наблюдениях над подобными эмбрионами, именно по прошествии двух дней, я нашел, что щели уже значительно увеличились, при этом ряд жаберных щелей, расположенных на нижнем краю брюшной части (рис. 34), перемещается на ту же сторону, где лежит ротовое отверстие (рис. 37). Вновь возникшие жаберные щели сперва становятся продолговатыми, бисквитообразными и затем начинают перетягиваться по середине (рис. 38). На рис. 39 мы видим уже далеко продвинувшееся деление; вскоре они

совершенно разделяются, и из каждой половины возникает окончательная жаберная щель. Уже у зародышей на рис. 33 можно заметить, что нижний край тела помещается в своего рода жолобе. Жолоб образуется двумя складками, которые поднимаются с обеих сторон тела и, постоянно возрастая, охватывают нижний край. Карминовые зернышки, выходящие у таких эмбрионов из жаберных щелей, следуют обыкновенно по жолобу до его заднего конца. Внутри жолоб покрыт мерцательными ресничками. У эмбрионов, у которых деление вновь возникших жаберных щелей достигло стадии рис. 38, стенки жолоба уже слились на переднем конце. Дальнейшее слияние проходит также быстро, и я часто вылавливал эмбрионов, у которых деление жаберных щелей имело лишь форму рис. 38, а жолоб был уже вполне замкнут; таким образом, повидимому слияние жолоба не приурочено точно к определенному моменту развития жабер, но варьирует в известных границах. После слияния краев остается только сзади porus abdominalis (рис. 40, *p*). Из описанного мы уже видим, что образование полости, в которую открываются жаберные щели *Amphioxus*, происходит совершенно так же, как и образование жаберной полости у прочих рыб;* в этом мы находим доказательство того, что пространство, куда у *Amphioxus* открываются жаберные щели, соответствует не чему иному, как подлинной жаберной полости других рыб. Вполне понятно поэтому, что сравнение porus abdominalis *Amphioxus* с отверстиями, связывающими у угрей полость тела с внешним миром, не может быть принято.**

Мы уже видели на рис. 38, что на кишечном канале, далеко позади жаберных щелей, появляется небольшое утолщение стенок. На рис. 40 мы видим, что это утолщение становится выпячиванием, представляющим первое образование слепого мешка. Слепой мешок по мере своего роста заставляет выпячиваться стенки тела, и если даже при своем дальнейшем развитии он и лежит в жаберной полости, однако он все время

* Vogt. Développement des Salmones. 1842, p. 130.

** Gegenbaur. Vergleichende Anatomie, S. 566, 587.

остается покрыт стенками тела и, следовательно, все еще находится в полости тела. Положение половых органов говорит в пользу толкования жаберного пространства как полости тела, но история развития дает, однако, такие веские основания для противоположного взгляда, которые едва ли можно здесь недооценивать. Обе складки, составляющие жолоб, описывались уже Лейкартом и Пагенштехером, и эти исследователи принимали их за первые зачатки жаберной полости.

Одновременно с замыканием складок, окружающих жаберную полость, идет и образование так называемых плавниковых лучей. Под эпителиальным покровом тела, на спинной стороне, а также в хвостовом плавнике, образуются сначала небольшие скопления клеток из 5—6 штук (рис. 39, *t*), почти вплотную прилегающие друг к другу; позже среди них замечается более светлое, сильно преломляющее свет тельце t', напоминающее по своему внешнему виду тельца хорды. Это тельце увеличивается, раздвигает клетки и вскоре принимает форму t'', где от клеток мы находим только ядра. Возникновение вещества этих лучей идет, следовательно, совершенно тем же порядком, что и образование chorda dorsalis. У эмбрионов с 12 жаберными щелями имеются уже на переднем конце нервные нити, которые, не переставая делиться, направляются к периферии. По моим наблюдениям эти нервы оканчиваются не в специальных органах, как принимает Катрфаж (Quatrefages), а непосредственно в клетках эпителия. На рис. 41 изображен передний конец *Amphioxus* с его нервными нитями, оканчивающимися непосредственно в эпителиальных клетках; на рис. 41, *B* этот род окончания представлен при более сильном увеличении; нередко можно видеть, что в месте деления нерва лежит ядро, что было уже замечено Лейкартом и Пагенштехером.

Чтобы обнаружить такой способ окончания нервов, оказалось необходимым личинки, обработанные весьма слабой уксусной кислотой, слегка окрасить кармином и затем соскоблить с помощью мягкой кисточки некоторую часть, лучше всего

большинство эпителиальных клеток; в этом случае можно уже увидеть упомянутый способ окончания нервов; но еще лучше выступят нервные нити, если, освободив ланцетника от большего числа эпителиальных клеток, снова положить его в слабый раствор кармина. Я постоянно замечал, что нервный футляр непосредственно переходил в оболочку клетки, но никогда мне не удавалось проследить нерв до ядра эпителиальной клетки, как это указывает Гензен (Hensen) для личинок лягушки. Я хотел бы еще заметить здесь, что у молодого *Amphioxus* эпителиальные клетки содержат ядро.

В последнем номере «Archiv f. mikroskopische Anatomie» (Bd. 2, Heft 4) я нашел короткую статью В. Гиса (W. His) о первом зачатке позвоночного животного, которая побуждает меня прибавить здесь еще несколько слов. В. Гис приходит в заключению, что зачаток зародыша состоит только из двух листов, что никакого среднего мышечного листа не развивается, как это наблюдал Ремак (Remak), что мускулатура туловища образуется из верхнего, а мышечный покров кишки из нижнего листа (кишечно-железистый лист).

По наблюдениям Гензена,* chorda dorsalis, как и остальные скелетные части, происходит из верхнего листа. Эти данные вполне совпадают с данными Агассица (Agassiz),** и, основываясь на них, мы можем с уверенностью сказать, что полость тела высших позвоночных образуется из щели, разделяющей оба первых зародышевых листа (анимальный и вегетативный) Бэра (Baer). Эта щель вполне соответствует пространству *h* на наших рис. 13, 14 и 15, и, следовательно, мы были совершенно правы, рассматривая нижний, или внутренний, лист у *Amphioxus* как вегетативный, и внешний как анимальный. На странице 12 мы уже указали, что оба первых листа *Amphioxus* соответствуют обоим первичным листам у *Phoronis*,

* Virchow's Arch., Bd. XXX. Ueber die Entwickelung des Nervensystems.

** Agassiz. Embryology of the Turtle. 1857.

Limnaeus, *Sagitta* и др.; мы показали затем, что и у *Phoronis*,* и у *Sagitta* внешний лист расщепляется на два слоя и что нижний слой внешнего листа образует мускулатуру туловища этих червей. Мы видели дальше, что на определенной ступени развития кишка у *Phoronis* производит известные сокращения и, таким образом, имеет мышцы, которые могут происходить только из кишечного листа.

У *Ctenophora*, *Echinodermata* и *Cephalopoda* (*Sepiola*) не образуется самостоятельного кишечножелезистого листа,[16] а только часть бластодермы впячивается в сегментационную полость или в питательный желток в виде тонкой трубки и из этой трубки образуется кишка со своей мышечной стенкой, следовательно, в конце концов и эта впятившаяся трубка соответствует кишечножелезистому листу прочих позвоночных. Это тип развития, который можно определить следующим образом: после дробления возникает бластодерма, заключающая питательный желток или сегментационную полость. Если кишечножелезистый лист образуется путем впячивания (*Amphioxus*, *Phoronis*, *Sagitta*, *Echinodermata*, *Ctenophora*, *Limnaeus*, *Sepiola*), пространство, где лежит питательный желток, или сегментационная полость, становится полостью тела, и от обоих возникших таким образом зародышевых листов отделяется слой клеток, образующих мышцы; клетки, происходящие из внешнего листа, образуют туловищную мускулатуру, а клетки, получившие начало из внутреннего листа, образуют мышечный покров кишечного канала. У всех животных, развивающихся по этому типу, сегментационная полость становится полостью тела и питательный желток лежит в последней.

Вторым способом развития могло бы стать образование кишечножелезистого листа не через впячивание, а через расщепление первичной однослойной бластодермы. Мы наблюдаем такое развитие у высших позвоночных, у членистых и, быть

* А. Ковалевский. Анатомия и история развития *Phoronis*. Табл. II, рис. 21.

может, еще у других животных. Именно тут мы находим, что оба первичных зародышевых листа (анимальный и вегетативный) происходят благодаря расщеплению однослойной бластодермы (*Copepoda*)* или зачатка, и сегментационная полость (у *Copepoda*) или питательный желток (напр., у цыпленка) заключены в кишечный канал. Превращения обоих возникших путем расщепления первичных листов совершенно сходны с превращениями тех, что произошли путем впячивания, т. е. из наружного листа развивается кожа и туловищная мускулатура, из нижнего листа — кишечный канал с мышечным покровом.

Быть может, еще преждевременно браться за подобные обобщения, но мне думается, что известные до сих пор факты, относящиеся к развитию, допускают такую группировку. Что касается образования нервной и сосудистой систем, то я не могу пока найти исходную общую точку для их сравнения и вынужден возложить упование лишь на дальнейшие исследования.

Эта сводка во всяком случае не претендует на силу всеобщего закона, это всего лишь попытка сгруппировать факты, и дальнейшие более обстоятельные изыскания решат вопрос, верна ли она.[17]

---

* Claus. Die freilebenden Copepoden.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. Уже отложенное яйцо: *a* — далеко отстоящая желточная оболочка; *d* — желток.

Рис. 2. Делящееся яйцо; в каждой половинке заметно более светлое пятно — ядро образующихся шаров дробления.

Рис. 3. Яйцо, распавшееся на два шара дробления.

Рис. 4. Яйцо, распавшееся на четыре шара дробления. Распадению каждого шара на два предшествует всегда распадение ядра. Между шарами дробления видно пространство *h* — сегментационная полость.

Рис. 5. Путем экваториального деления четыре шара предшествующего рисунка теперь распались на восемь шаров; из них четыре лежат вверху, четыре — внизу.

Рис. 6. Стадия, возникающая в результате деления каждого из восьми шаров на два. Яйцо несколько растянуто в ширину. Восемь шаров лежат вверху, восемь шаров — внизу. В середине просвечивает сегментационная полость.

Рис. 7. Яйцо, состоящее приблизительно из 64 шаров, или клеток. Ясно видна центральная полость, окруженная крупными клетками.

Рис. 8. Слой маленьких клеток окружает большую сегментационную полость. Во всех клетках находится отчетливо выраженное ядро.

Рис. 9. Яйцо вытягивается несколько в длину и принимает форму овала

Рис. 10. То же яйцо в поперечном разрезе. Видна полость *h*, окруженная одним рядом клеток.

Рис. 11. Одна из сторон яйца немного впячена.

Рис. 12. Яйцо почти той же стадии, представленное в поперечном разрезе.

Рис. 13. Эмбрион в возрасте девяти часов; представлен в поперечном разрезе. Впячивающаяся внутрь сторона еще не достигла противоположной стороны. Сегментационная полость все еще занимает значительное пространство.

Рис. 14. Яйцо, в котором впячивающаяся внутрь сторона совершенно вогнулась. Оно имеет форму полого полушария, стенки которого состоят из двойного слоя клеток. Сегментационная полость имеется лишь в виде полоски между обоими слоями.

Рис. 15. Края полушария сближаются, и отверстие *a* полушария теперь значительно сужено. Эмбрион несколько вытянулся в длину и уже покрылся мерцательными волосками; *c* — полость, образовавшаяся путем впячивания.

Рис. 16. Эмбрион в продольном разрезе. Полость *h* в тех местах, где внешний и внутренний слои переходят друг в друга, еще очень ясно видна.

ТАБЛИЦА II

Рис. 17. Эмбрион 12-часового возраста. Эмбрион значительно вытянулся в длину. Отверстие *a* стало гораздо меньше и несколько сдвинулось в сторону. Сам эмбрион все еще состоит из двух слоев.

Рис. 18. Уже несколько более развившийся эмбрион; с одного бока стенка тела немного приподнялась, благодаря чему щель *h* превратилась в ясно выраженную полость; *a* — заднепроходное отверстие сократилось; одна сторона эмбриона стала совершенно плоской.

Рис. 19. Ставшие плоскими стороны эмбриона (рис. 18) поднялись по краям и образуют теперь спинные валики. Внутренний мешок к переднему концу несколько расширен. Анальное отверстие *a* лежит ближе к верхней стороне; *w* — спинные валики.

Рис. 20. Тот же эмбрион, каким его часто случается видеть. Клетки нижнего и верхнего листа на верхней стороне распались на два слоя: *h* — брюшная полость; *c* — полость внутренней трубки, или кишечного канала; *w* — спинные валики.

Рис. 21. Эмбрион в возрасте 16 часов. Спинные валики уже замкнулись. Видны боковые мышцы в форме ряда явственных пластинок *s*. Просвечивает полость нервной трубки *n*, которая еще открывается вперед отверстием *x*. Между нервной трубкой и кишечным каналом виден ряд *ch* более светлых клеток. Полость *c* кишечного канала впереди все еще замкнута. Эпителиальные клетки на переднем и заднем концах несколько вытянуты в длину.

Рис. 22. Тот же эмбрион сверху: *a* — заднепроходное отверстие; *ch* — chorda dorsalis в виде ряда клеток; *mm* — мышечные пластинки; *c* — полость кишечного канала; *g* — его стенки.

Рис. 23. Эмбрион в возрасте 24 часов (увел. 303): chorda dorsalis состоит из ряда маленьких клеток, среди которых откладываются сильно преломляющие свет тельца; *c* — полость кишечного канала, стенки *g* которого состоят из ряда очень вытянутых в длину цилиндрических клеток; *n* — нервная трубка с очень широким просветом; нижняя стенка состоит из очень мелких бледных клеток; верхняя, повидимому, не дифференцировалась от нижней стороны эпителия; *x* — отверстие нервной трубки наружу; *s* — первый зачаток диска органа чувств.

ТАБЛИЦА III

Рис. 24. Эмбрион в возрасте приблизительно 30 часов: *o* — ротовое отверстие, окруженное валикообразными приподнятыми краями; *c* — просвет кишечного канала, стенки которого состоят из слоя маленьких клеток; *d* — железы, расположенные на другой стороне и лишь просвечивающие здесь. Эпителйальные клетки на переднем конце распались на два слоя. Эпителий остальной поверхности покрыт мерцательными ресничками по одному мерцательному волоску на каждую клетку; на нижнем краю видны две бородавки, на которых вырастает род осязательных щетинок (*p*); при обработке уксусной кислотой последние распадаются на некоторое количество длинных нитей; *n* — нервная трубка; *n'* — свободные клетки, лежащие в просвете трубки; *ch* — chorda dorsalis, состоящая из явственной оболочки хорды *c* с ядрами и центрального вещества. В последнем лежат неправильные сильно преломляющие свет тельца, впоследствии становящиеся пластинками хорды; *s* — мерцательный диск.

Рис. 25. Эпителиальная клетка со своим мерцательным волоском.

Рис. 26. Кусок стенки нервной трубки, состоящей из ясно видных клеток, снабженных светлым ядром.

Рис. 27. Личинка, у которой мы замечаем образование первой жаберной щели: *o* — ротовое отверстие; *b* — место срастания стенки кишечного канала со стенкой тела.

Рис. 28. Жаберная щель уже образовалась и лежит сначала на брюшной стороне.

Рис. 29. Chorda dorsalis той же личинки, при более сильном увеличении: *s* — оболочка хорды; *k* — ядра в оболочке хорды; *c* — появляющиеся сильно преломляющие свет тельца; *d* и *e* — растущие навстречу тельца.*

Рис. 30. Личинка с развившейся уже первой жаберной щелью (*b*), сдвинутой на сторону, противоположную ротовому отверстию: *f* — сосуд; *k* — железа; *o* — просвечивающее ротовое отверстие.

Рис. 31. Личинка с первой жаберной щелью, окончательно сдвинутой на сторону, и с уже образовавшейся второй щелью.

Рис. 32. Пойманная в море личинка с тремя уже развитыми жаберными щелями и с четвертой, находящейся в стадии образования. Ротовое отверстие вытянуто в длинную щель.

---

* [Очевидно, по вине издателей, на рис. 29 оригинала имеется несоответствие буквенных обозначений с объяснением к рисунку. — *Ред.*].

ТАБЛИЦА IV

Рис. 33. Свободно плавающая личинка с 12 жаберными щелями, рассматриваемая сбоку: *o* — ротовое отверстие, просвечивающее с другой стороны; *bc* — жаберная щель, видимая сбоку; *cc* — ее края; *a* — заднепроходное отверстие; *ch* — chorda dorsalis; *f* — хвостовой плавник; *l* — образующиеся складки, сходящиеся к хвостовому плавнику.

Рис. 34. Та же личинка, рассматриваемая снизу; *h* — головной конец; изображены просвечивающие chorda dorsalis и пигментное пятно; видно стенку туловища, немного вздутую с одного бока, и ротовую щель *o*; *b* — жаберные щели; *c* — валикообразно поднятые края каждой жаберной щели.

Рис. 35. На стороне, противоположной ротовому отверстию, образуется шесть более темных дисков *s*, происходящих от слияния стенок кишечного канала со стенками тела. Складка кожи *l* уже значительно вытянулась.

Рис. 36. В четырех средних дисках замечается уже отверстие *b'*, ведущее в кишечный канал. Лежащие книзу жаберные щели несколько сдвинуты на другую сторону.

Рис. 37. Та же личинка с другой стороны. Жаберные щели, которые на рис. 34 мы видели в плоскости, переходят теперь на другую сторону личинки, ту, где лежит ротовое отверстие. Девять передних перешли окончательно; три задних можно видеть только сбоку.

ТАБЛИЦА V

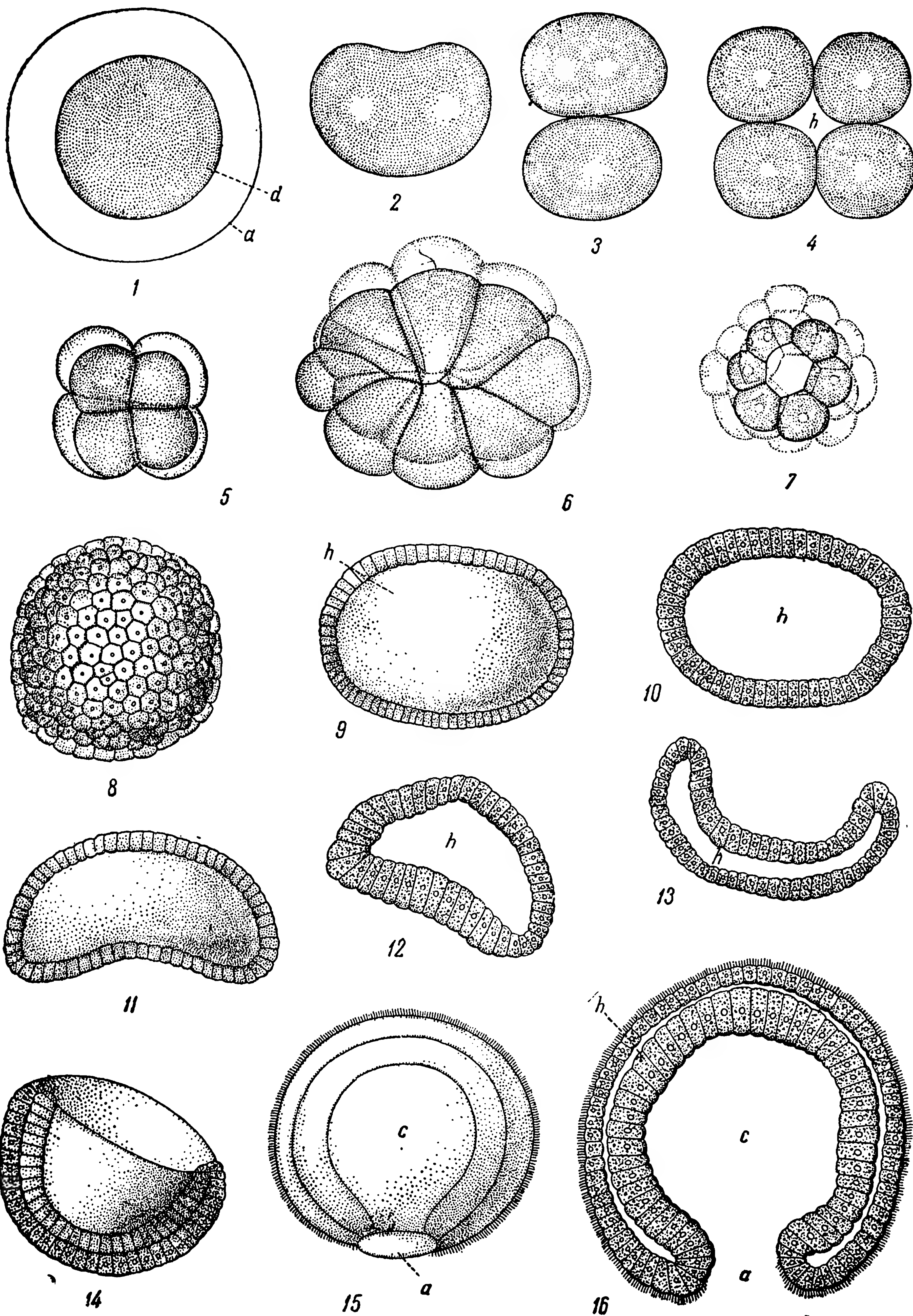
Рис. 38. Три средних из новообразовавшихся жаберных щелей *ss* перетягиваются посередине и из каждой возникает по две щели.

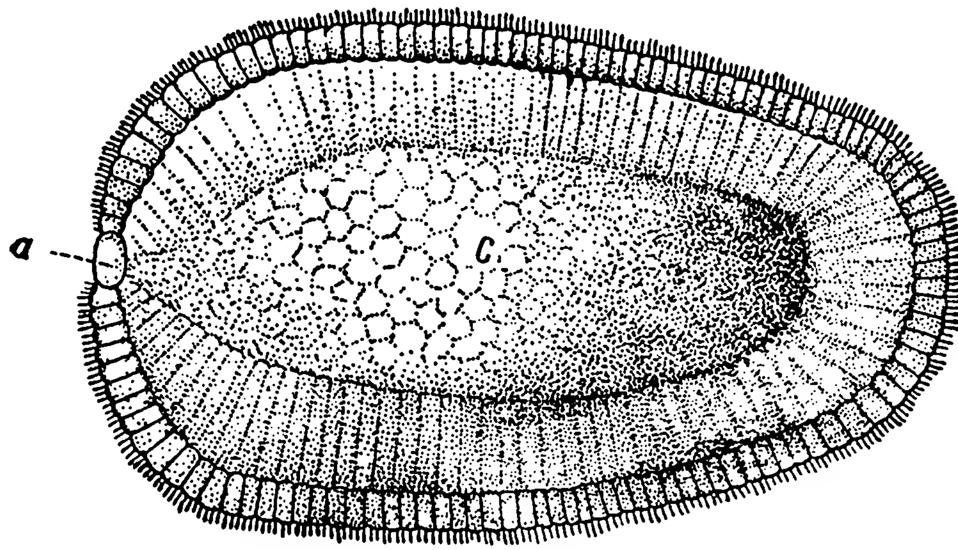
Рис. 39. Это деление продолжается еще дальше и жаберные щели разрываются, каждая на две; таким образом, и на этой стороне образуются 12 жаберных щелей, а тринадцатая *s'* находится уже в процессе образования. На спинном плавнике мы наблюдаем образование лучей: *t* — кучка клеток; *t'* — образующееся в середине сильно преломляющее свет вещество; *t''* — это вещество растет дальше и вытесняет клетки.

Рис. 40. Эмбрион со стороны, где лежит ротовое отверстие: жаберные щели вытянулись в длину, их образуется 12, на внутренних (*b*) видны уже поперечные щели; *v* — сосуд; *c* — ротовые усики; *m* — боковые мышцы porus abdominalis.

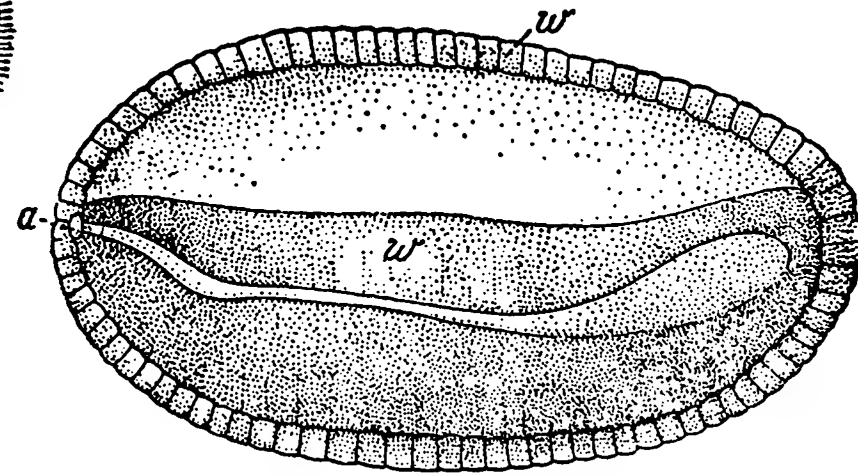
Рис. 41. Окончание нервов в клетках эпителия: *A* — разветвление больших нервных стволов; *B* — окончание нервов в клетках; *d* — нервные волокна; *c* — их разветвление; *f* — эпителиальные клетки.

ТАБЛИЦА I.

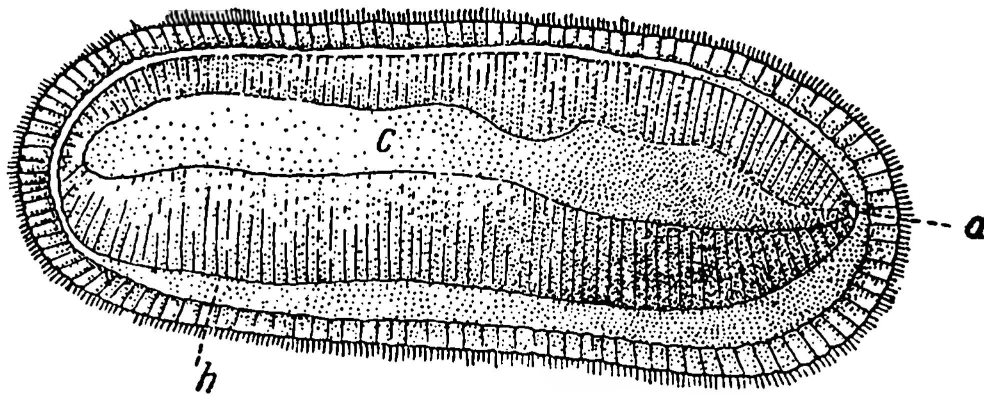




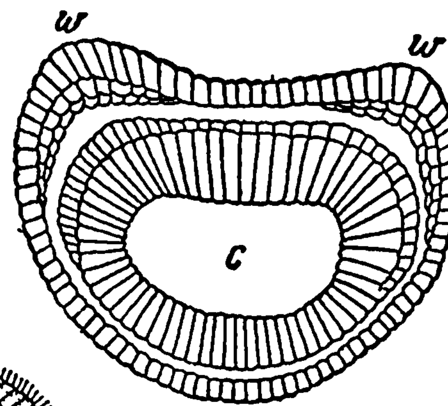
17



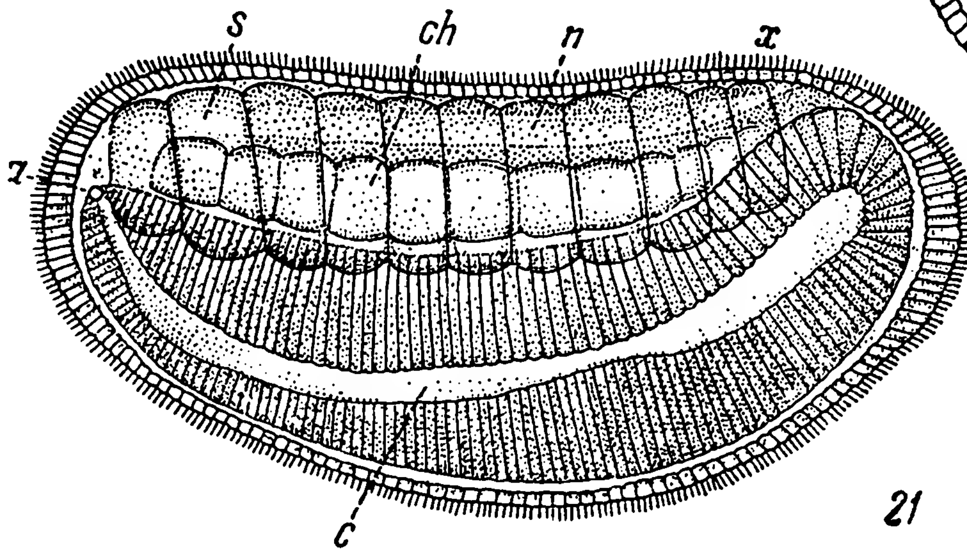
19



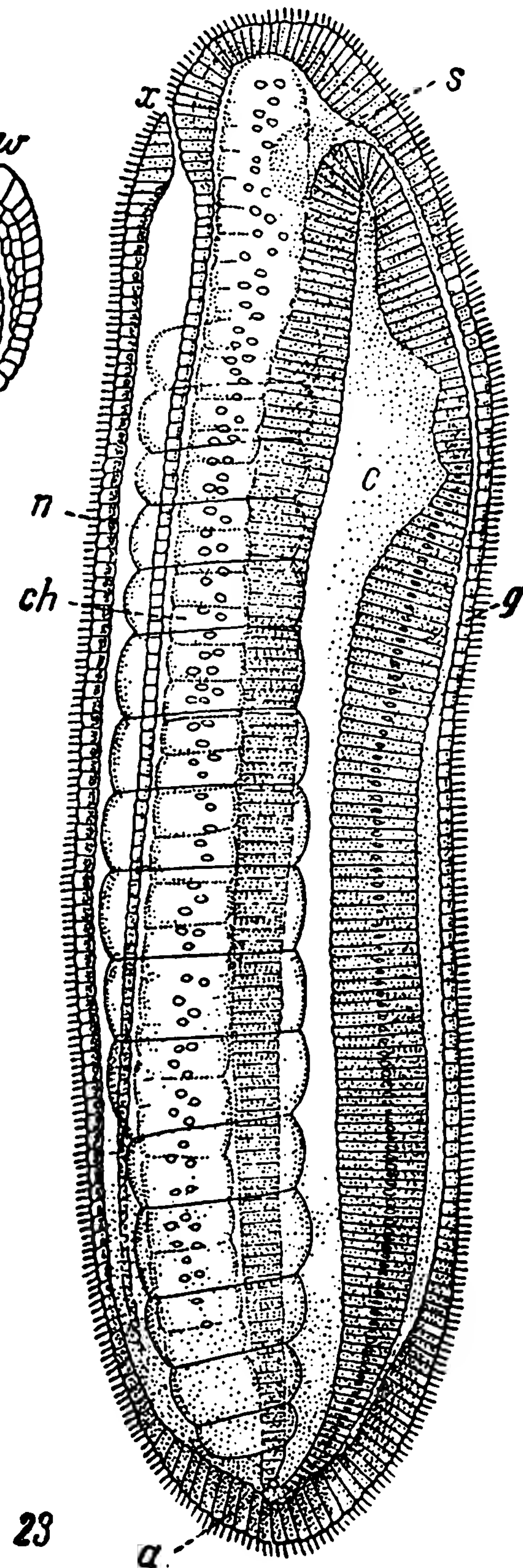
18



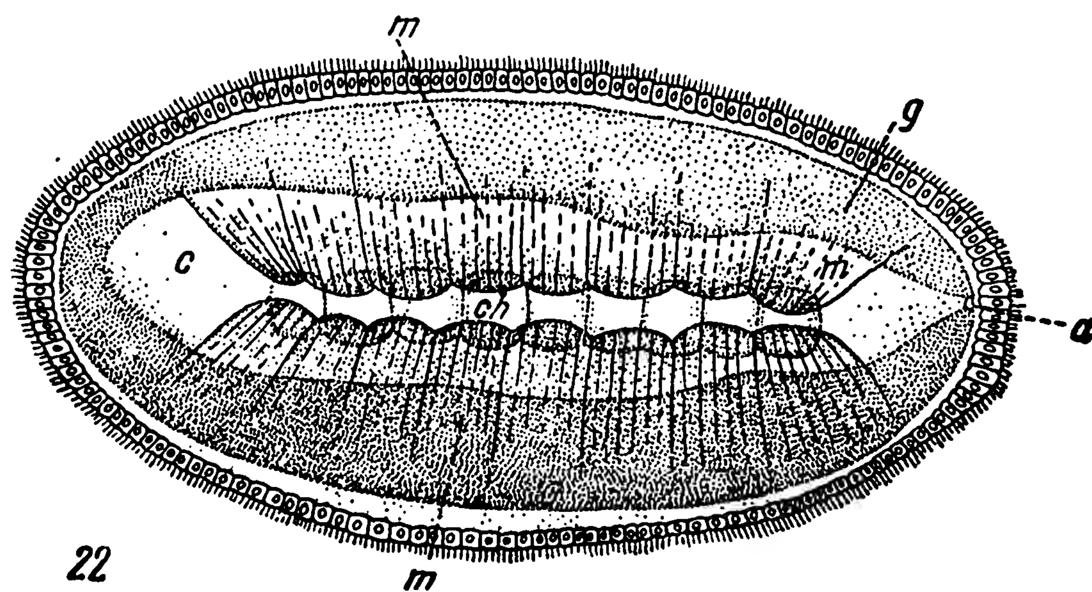
20



21



23



22

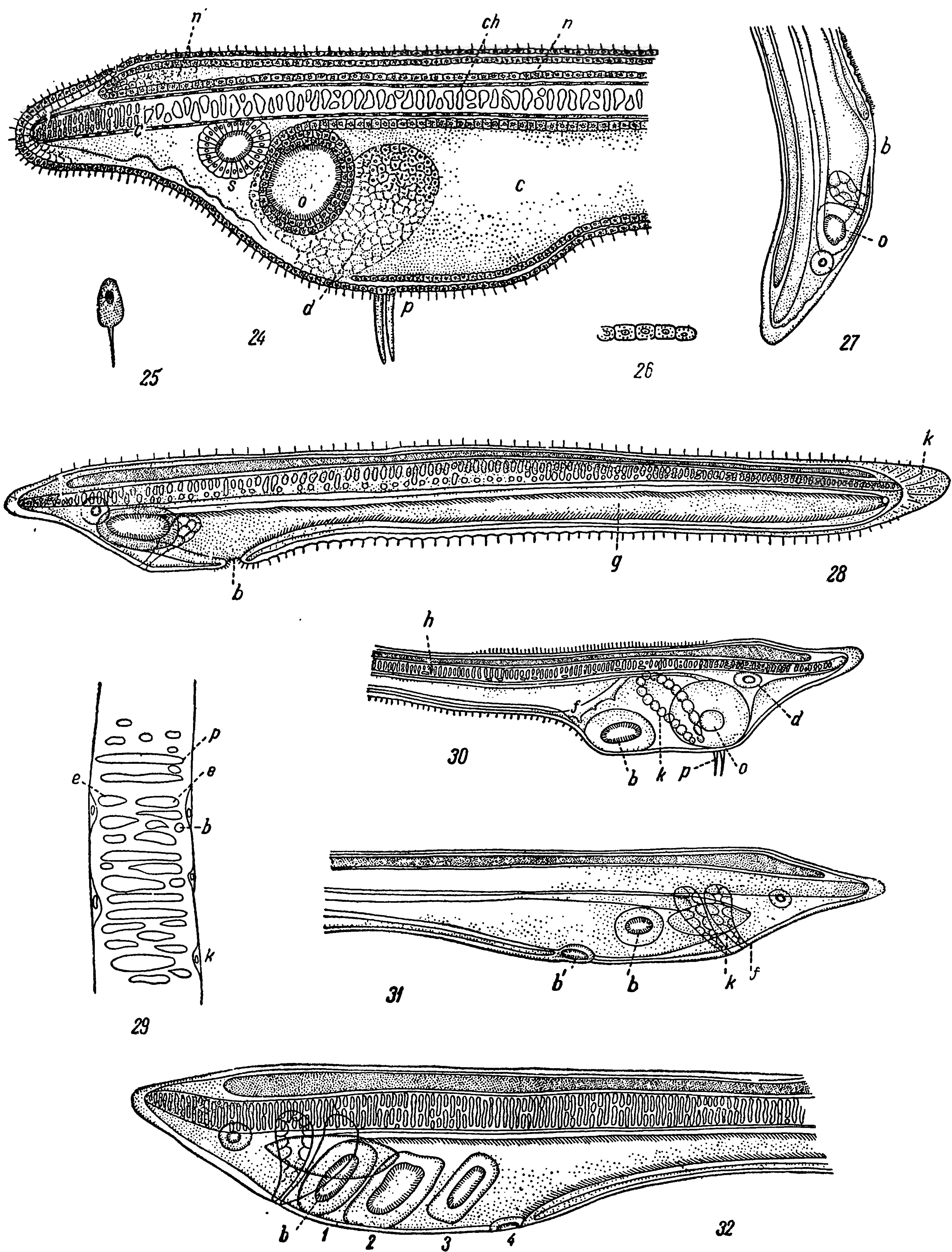
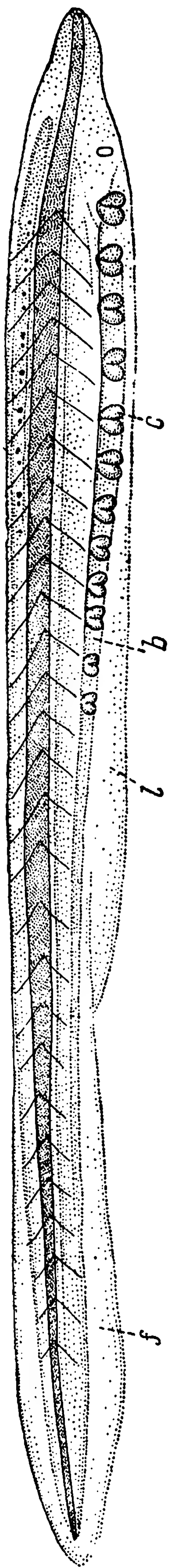
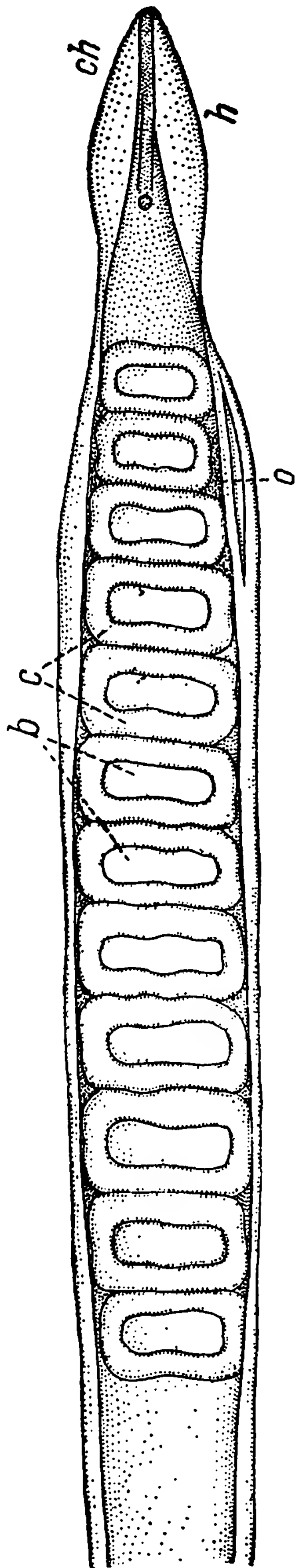
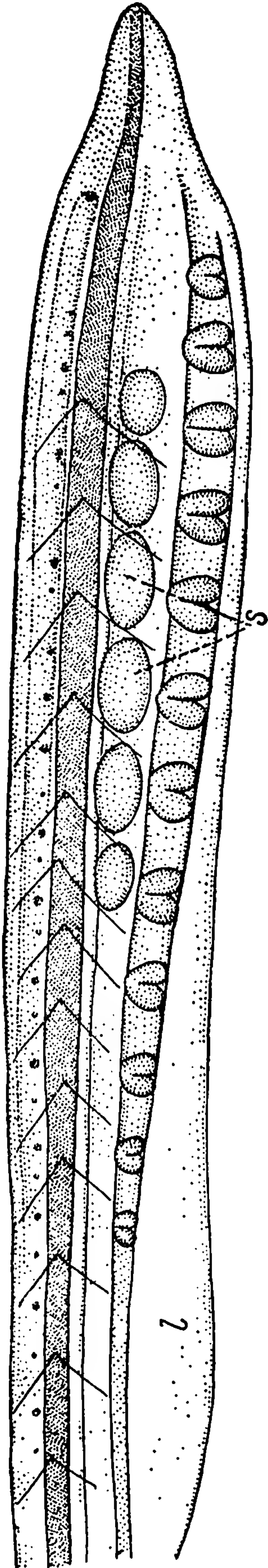
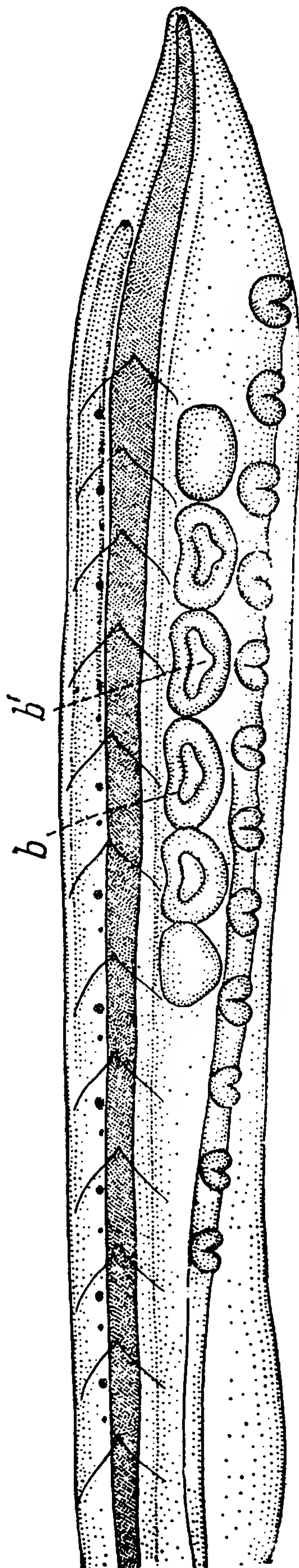

n'
ch
n
c
s
o
c
d
p
24
25
26
b
o
27
k
g
b
28
h
f
d
b
k
p
o
30
p
e
e
b
k
29
b'
b
k
f
31
b
1
2
3
4
32

ТАБЛИЦА IV









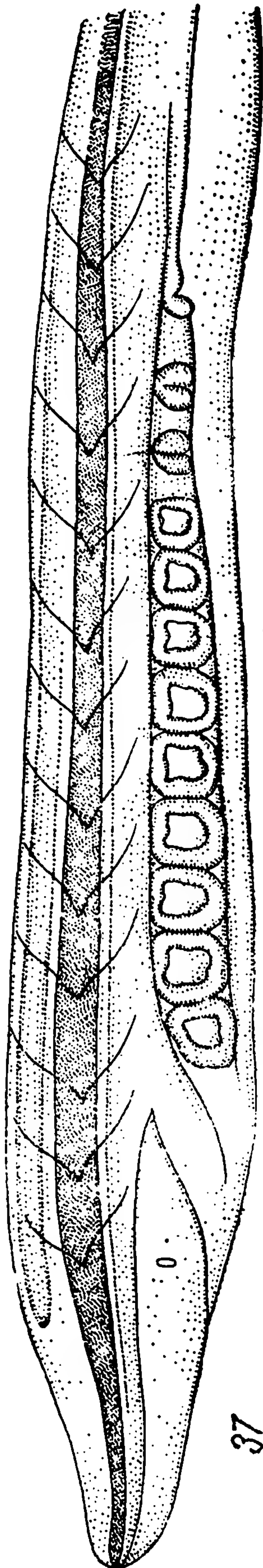
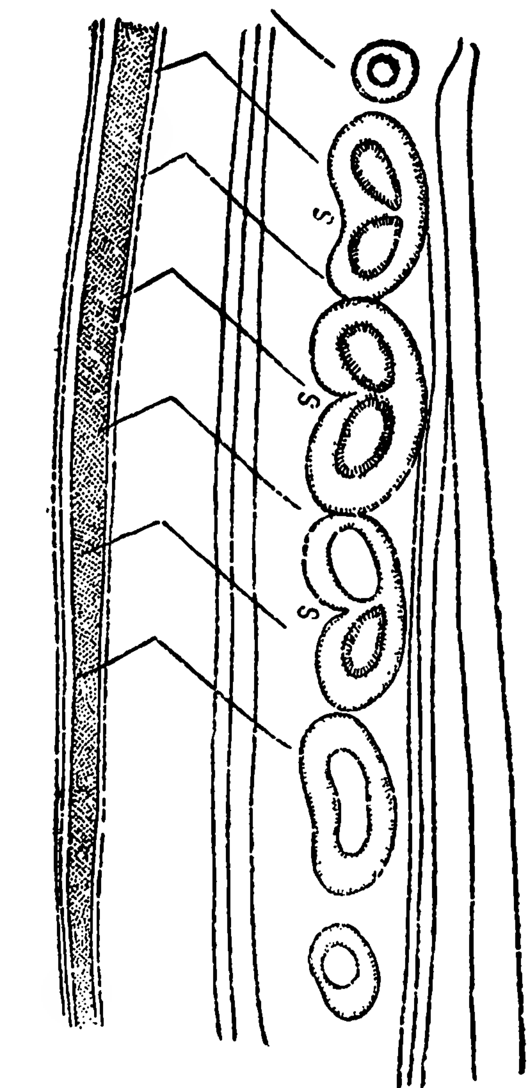
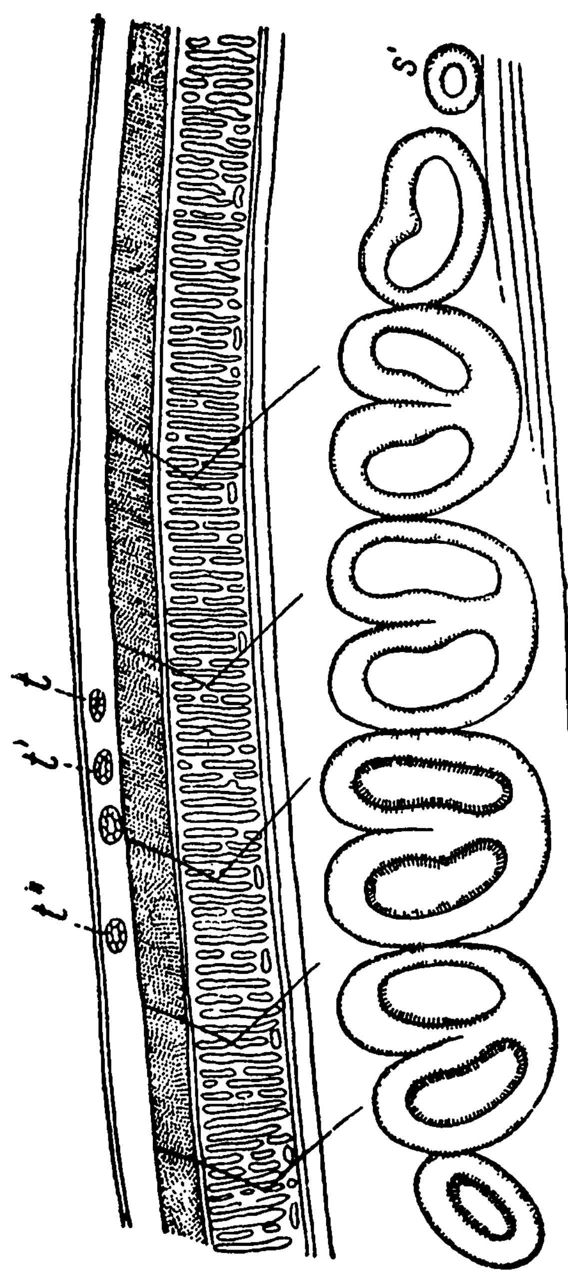


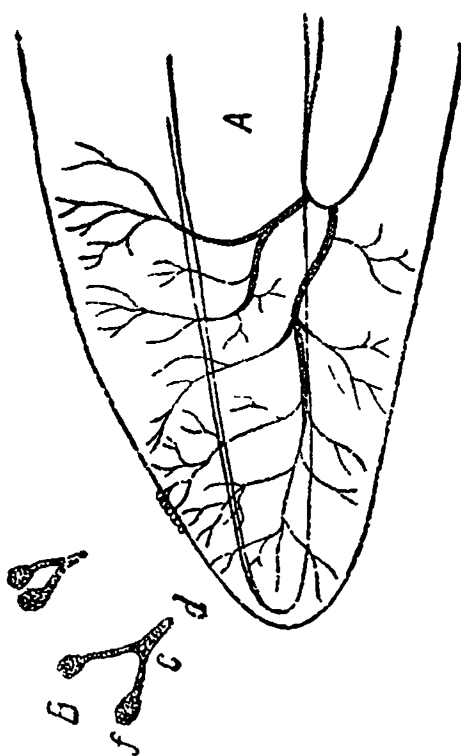
ТАБЛИЦА V



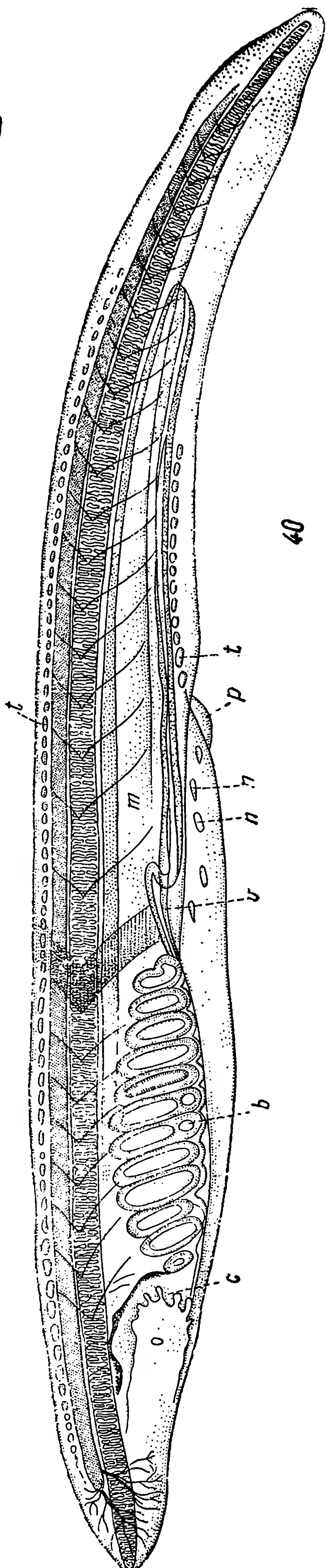
38



39



41



40

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПРОСТЫХ АСЦИДИЙ

ВВЕДЕНИЕ

История развития асцидий изучалась уже неоднократно.[18] Оставляя в стороне исследования более старых авторов, результаты которых или уже полностью переработаны современными учеными, или, по меньшей мере, частично расширены, мы должны упомянуть работы Мильн-Эдвардса (Milne-Edwards),* ван-Бенедена (van-Beneden),** Кёлликера *** и в особенности Крона (Krohn).**** Из всех этих исследований больше всего согласуются с нашими результатами исследования Крона. То, как он изображает скопления пигмента, полностью совпадает с нашими наблюдениями: он не обнаружил только стенок мешочка, в котором лежат эти органы чувств, и вообще не проследил развития шаг за шагом. Образование осевого тяжа в хвосте личинок асцидий также уже наблюдалось Кроном, однако толковалось им как образование пустот в клетках. Превращение личинок в сидячую форму также было им подробно описано, он только мало разобрался в анатомии личинки и не мог поэтому отметить частностей.

---

* Milne-Edwards. Observations sur les ascidies composées. Paris, 1841.

** Van-Beneden. Recherches sur l'embryologie, l'anatomie et la physiologie des ascidies simples. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique. Vol. XX, 1847, p. 34.

*** Kölliker et Löwig. De la composition et de la structure des Enveloppes des Tuniciers. Ann. de Sci. Natur. Zool., p. 218.

**** Krohn. Ueber die Entwickelung der Ascidien. Müller's Arch., 1852, S. 316.

Результатами моего исследования являются: выяснение отношений шаров дробления к эмбриону, шаг за шагом прослеженное образование кишечного канала, полости тела, образование спинных валиков, их замыкание в нервную трубку, образование осевого тяжа в хвосте личинок асцидий. Начиная мое исследование, я интересовался преимущественно отношением шаров дробления или деления к эмбриону и образованием полости тела и кишечного канала. Прежние данные, касающиеся этого вопроса, были настолько шаткими, что не представлялось возможным провести какое-либо сравнение со способом образования их у других изученных мною животных. Однако результаты моих исследований превзошли мои ожидания, причем сами факты привели к взглядам, которые первоначально показались бы мне совершенно парадоксальными.[19]

Изучалось несколько видов асцидий. Однако все процессы весьма однообразны и рисунки сделаны по эмбрионам *Phallusia mammillata* Cuv. и *Asc. intestinalis*. Первые стадии изучались преимущественно на яйцах *Ph. mammillata*, переход же личинки в сидячую форму — только на *Asc. intestinalis*.

Все рисунки изготовлены при помощи camera lucida.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПРОСТЫХ АСЦИДИЙ

Яйца асцидий, покинувшие материнский организм, имеют форму довольно сложного образования. Они состоят из массы желтка (рис. 1,*д*), занимающего большую часть яйца, и окружены студенистым слоем *b*, в котором лежат желтые ядра *c*, или клетки. Помимо упомянутого студенистого слоя желток не имеет собственной желточной оболочки. Желтые клетки, включенные в студенистый слой, по всей вероятности, происходят из фолликула, в котором яйцо развивалось. Желтые ядра, или клетки, весьма сходны с кровяными тельцами высших позвоночных. В сущности они представляют собой простой, совершенно однообразный шар, также вовсе не имеющий ядра. При обработке уксусной кислотой можно заметить в желтом шаре

почти те же изменения, которые наблюдаются в кровяных тельцах, именно, что все образование принимает форму пузырька, что этот пузырек обладает ясно выраженной наружной оболочкой, а внутри состоит из прозрачной, как вода, плазмы и довольно темно окрашенных желтых зернышек. Во многих можно заметить также круглое тельце, которое, возможно, следует рассматривать как ядро, хотя и я не мог выяснить этого окончательно. Я совершенно не сомневаюсь в том, что эти желтые шары происходят из клеток яйцевого фолликула. Их дальнейшую судьбу мы проследим на развитых эмбрионах, где мы также сможем убедиться в том, что эти шары переходят в белые клетки наружной мантии, дают отростки и с их помощью соединяются друг с другом, образуя нечто вроде системы каналов в мантии простых асцидий. Уже довольно сложное яйцо лежит еще в твердой капсуле (рис. 1, *a*), которая в свою очередь покрыта очень своеобразными образованиями, значительно варьирующими у различных видов. Мы не находили нужным описывать эти образования, ибо это описание дано уже многими исследователями, тем более что эти образования не играют никакой роли при развитии и скоро отпадают.

Как известно, асцидии истинные гермафродиты, именно в том смысле истинные, что они могут сами себя оплодотворять и не нуждаются во взаимном оплодотворении двух индивидов, как у сальп и многих *Gastropoda*. У асцидий яйца и семя берутся от одного и того же животного; яйца оплодотворяются и развиваются. Что касается способности яиц к развитию, то я сделал странное наблюдение, которому я в начале не мог дать никакого объяснения. *Phallusia mammillata* Cuv. были доставлены мне рано утром (в 6 часов): и тотчас же после этого оплодотворенные яйца начали развиваться очень быстро и хорошо. Сделав спустя 8 часов второе оплодотворение, чтобы еще подробнее изучить уже наблюдавшиеся мною стадии, я обратил внимание на то, что многие яйца не развивались. На следующее утро оказалось, что при повторных опытах с оплодотворением асцидий, которые были доставлены

не далее как за 24 часа в очень больших стаканах с морской водой, не развилось уже ни одного яйца, хотя у самих животных не наблюдалось ничего особенного, напротив, они имели вид совершенно такой же, как и свежепринесенные.

Изучая позже развитие *Ascidia intestinalis*, я выяснил, что у животных, принесенных в стаканах несколько часов тому назад, в особенности когда вода не часто менялась, яйца теряли способность развиваться, хотя у самих асцидий не было видно ни малейших признаков отмирания. Я упоминаю об этом явлении, ибо оно указывает нам на то, что яйца, возможно, еще в материнском теле находятся в непосредственной связи с окружающей средой и незначительные ее изменения сильно влияют на них. Семенные нити асцидий известны уже давно; что же касается акта оплодотворения, то я укажу лишь, что семенные нити не головкой наталкиваются на яйцевую оболочку, но приклеиваются к ней хвостами, как изображено на рис. 1, *e*. Я не могу сказать, является ли это особым средством пронизывать яйцевую оболочку, но должен только заметить, что я не нашел семенных нитей внутри этой оболочки. Что касается самого желтка, то по своему виду он весьма различен у различных яиц. У одних, например у *Phallusia mammillata*, он совершенно прозрачен, сильно преломляет свет и напоминает этим большую жировую каплю. У других, как у *Asc. intestinalis*, *Cynthia* и т. д., он совершенно непрозрачен, темножелтый или коричневый и состоит из прозрачной плазмы и массы жировых пузырьков. Ядро я мог найти только у незрелых яиц, у зрелых оно уже большей частью не наблюдалось. В зависимости от величины животного, величина яйца весьма различна; на рис. 1 изображено яйцо *Phallusia mammillata* при увеличении в 300 раз.

Дробление начинается примерно через час после оплодотворения и идет очень быстро. Первоначально яйцо делится на две половины (рис. 2). Студенистый слой с его желтыми шарами не принимает в дроблении никакого участия, он прилегает только столь же тесно к шарам дробления, как и к яйцу, но не делится.

В двух первых шарах дробления при сдавливании ясно видно ядро, которое при обработке уксусной кислотой выступает еще яснее. Желточные зернышки шаров дробления лежат лучеобразно относительно ядра, что особенно ясно изображено на рис. 3. Оба шара дробления делятся каждый на два; каждому делению шаров предшествует деление ядра. В центре между четырьмя шарами дробления можно заметить маленькое пространство, которое позже становится полостью дробления. Эти четыре шара дробления делятся дальше по экватору на восемь (рис. 4). Эти в свою очередь делятся каждый на два, и 16 шаров дробления ограничивают уже полностью замкнутую полость *c* рис. 5. Непосредственно следующая ступень развития, на которой уже имеется почти 32 шара дробления, или клеток, представлена в поперечном разрезе на рис. 6. Составляющие ее клетки прижаты друг к другу, и центральная полость резко, хотя и не очень правильно, ограничена.

Уже на этой ступени начинается впячивание одной стороны яйца. Яйцо складывается и в поперечном разрезе имеет форму рис. 7, т. е. клетки сначала уплощаются на одной стороне шара и начинают впячиваться. Рис. 8 и 9 представляют следующие фазы этого впячивания, которое идет все дальше. Клетки наружного слоя размножаются быстрее, ибо они теперь должны покрывать все большую поверхность. Внутренние клетки также размножаются, однако много медленнее. Что касается состава самих клеток, то все они имеют весьма ясно выраженное пузыревидное ядро и более или менее прозрачную протоплазму. Яйца *Asc. intestinalis*, которые весьма темны, иллюстрируют эти стадии очень наглядно, если их сделать прозрачными с помощью уксусной кислоты. На рис. 10 представлено еще более развитое яйцо, в котором полость, образовавшаяся путем впячивания, почти совершенно замкнулась и соединяется с наружным миром только посредством небольшого отверстия. Рассматривая описанные процессы, мы находим, что полость дробления, сегментационная, или бэровская, ясно выраженная на рис. 6, *c*, на следующей стадии

(рис. 7), хотя и имеется еще, однако уже значительно уменьшилась в объеме и вытянулась в длину. На рис. 8, 9, 10 и следующих она имеет вид лишь тонкой полоски, которая тянется между клетками наружного эпителия и клетками, образующими внутреннее тело. Как мы увидим позднее, эта полость переходит в полость тела, а новообразовавшаяся благодаря впячиванию клеток полость *h* — в полость кишечного канала. Подобное же образование полости тела, полости и стенки кишечного канала я описал в прошлом году у *Amphioxus*. Я наблюдал несколько отклоняющееся, однако сводимое к тому же типу образование у всех ктенофор и описал его в моей статье «Entwickelungsgeschichte der Rippenquallen».

В этом году я значительно расширил мои исследования над образованием кишечного канала и полости тела и вновь убедился, что этот способ развития весьма широко распространен и свойственен вероятно всем животным, обладающим сегментационной полостью. Далее я проследил * развитие *Phoronis* Wright,[20] *Sagitta*, *Echinus esculentus* и одной *Ophiura* и у всех этих животных я наблюдал с меньшими отклонениями то же самое. Я хотел бы только сказать здесь еще несколько слов относительно развития *Sagitta*, которое, по исследованиям Гегенбаура (Gegenbaur), является типом для совершенно другого способа развития и на которое всюду ссылаются.

Как известно, Гегенбаур указывает, что у *Sagitta* после дробления яйца образуется центральная полость, в которой

---

* Анатомия и развитие *Phoronis* является моей докторской диссертацией, которая выходит сейчас на русском языке. Что касается эмбрионального развития, то оно протекает совершенно так же, как я описывал его у *Amphioxus*, т. е. полость дробления становится полостью тела, кишечный канал образуется путем впячивания, сходного с описанным мною для асцидий, отверстие, сохраняющееся от первого впячивания, становится анусом, а ротовое отверстие образуется позже. Я должен здесь еще отметить, что *Phoronis* является не чем иным, как *Sipunculus*,[21] который, по наблюдениям Шнейдера, Крона и Клапареда, происходит от *Actinotrocha*. Развитие *Actinotrocha* было мною прослежено вплоть до стадии, которая изображена Клапаредом в его Beob. in Norm.

лежат длинные цилиндрические клетки.* Далее, он полагает, что эти клетки делятся затем каждая на две; таким образом, вокруг центральной полости возникает два клеточных слоя; слой, лежащий непосредственно вокруг полости, образует стенки кишечного канала, а щель, возникшая между обоими слоями клеток, становится полостью тела. Далее Гегенбаур принимает, что клетки раздвигаются и что таким путем центральная полость связывается с внешним миром (Entw. d. Sag., Taf. I, Fig. 9 u. 10). Гегенбаур непосредственно не наблюдал делений клеток, окружающих сегментационную полость; раздвигание клеток, которое приводит к связи сегментационной полости с внешним миром, он также только предполагает. Далее, Гегенбаур принимает, что первое отверстие, с помощью которого полость первичного кишечного канала открывается наружу, становится ротовым отверстием.

Я проследил развитие Sagitta исключительно внимательно и вновь убедился в том, что сегментационная полость и здесь образуется по тому же самому типу и что окружающие ее клетки никогда не делятся так, как указывает Гегенбаур, но совершенно так же, как это было описано выше для асцидий, где клетки одной стороны постепенно уплощаются, впячиваются, сдавливают сегментационную полость и, впячиваясь все далее и далее, доходят до стадии, сходной с изображенной в поперечном разрезе на рис. 10.** Дальнейшие указания Гегенбаура, что центральная полость рис. 8, 9, 10 становится полостью кишечного канала, а щель между обоими рядами клеток — полостью тела, справедливы; только здесь следует заметить, что у *Sagitta* отверстие *a* (рис. 8 и 11) становится не ротовым отверстием, а анальным, что мы находим также у *Phoronis*, *Amphioxus*, *Echinus*, *Ophiura*, *Limnaeus*,[23] а также

---

* G e g e n b a u r.[22] Entwickelung der Sagitta. 1857, Taf. 1, Fig. 6 u. 7.

** Предварительное сообщение о развитии *Sagitta* имеется в моей статье: Anatomie und Entwickelung des Phoronis. Taf. II, Fig. 14—19.

и у лягушки и миноги. Что Гегенбаур мог просмотреть стадию впячивания, легко объясняется тем, что эта стадия обычно проходит очень быстро.*

Вернемся опять к асцидиям. Эмбрион, изображенный на рис. 10, состоит еще только из двух слоев клеток, однако внутренние клетки вскоре начинают размножаться быстрее и сильно суживают полость *h*, чему еще способствует удлинение самого яйца. Внутренние большие клетки скоро распадаются на несколько клеток, и получается стадия рис. 11, которая затем переходит в стадию рис. 12, где расположение клеток уже не столь правильно. Вместе с этим размножением внутреннего клеточного слоя идет значительное удлинение эмбриона и уменьшение полости первичного кишечного канала. Вскоре эта полость становится столь малой, что ее почти нельзя обнаружить. Это состояние продолжается, однако, недолго, ибо в части *b* рис. 12 клетки начинают расходиться и незначительная полость (рис. 12) становится объемистой полостью *h* (рис. 13), которая впрочем вскоре снова несколько сокращается.

Теперь начинается состояние, которое относится к наиболее трудным во всем развитии и которое долго приковывало все мое внимание. Во-первых, мы должны отметить, что отверстие *a* скоро уходит с полюса яйца, постепенно сдвигается на сторону и, наконец, повидимому, полностью закрывается; по крайней мере я не мог больше найти отверстия. При этом происходит еще размножение клеток внутреннего слоя, и на рис. 14 мы видим, что клетки с каждой стороны кишечного канала лежат в два слоя. Исследуя теперь яйцо с различных сторон, мы находим, что на стороне, противоположной выше упомянутому отверстию *a* (вернее, той, которая б ы л а противоположной, ибо на этой стадии я больше не видел этого отверстия), начинают развиваться два валика, которые, как показывает рис. 15, в заднем конце (мы называем теперь передней частью ту, в ко-

* Lereboulet. Mémoire sur le développement du lézard, de la perche et du limnée. Ann. de Sci. Natur. Zool., 1863.

торой лежит полость *h*, ибо в личиночном состоянии она действительно является передним концом тела) переходят друг в друга, в переднем же постепенно теряются.

Если мы рассмотрим тот же эмбрион в поперечном разрезе, то мы получим рис. 16. Здесь мы видим полость кишечного канала с ее широкими стенками и обоими поднимающимися валиками. Эту стадию, как она изображена, я часто наблюдал; напротив, я не мог проследить шаг за шагом непосредственное и прогрессирующее замыкание валиков. Правда, я видел эмбрионов, у которых валики были развиты еще сильнее (рис. 17), однако относительно замыкания их в трубку я мог судить только на основании конечного результата. Исследуя того же самого эмбриона часом позже, мы находим форму, изображенную сбоку на рис. 18. Благодаря замыканию валиков (рис. 17, *w*), образовалась новая трубка, которая сначала открывается еще наружу (рис. 18, *∂*). У эмбриона мы различаем наружный эпителиальный слой *e*, полость *h* кишечного канала и его стенки *g*. Отверстия кишечного канала теперь не видно; мы потеряли его из виду уже на рис. 14. Вероятно, теперь клетки так сжаты, что отверстие, хотя и не замкнуто совсем, однако в такой степени сужено окружающими клетками, что его нельзя найти. На верхней стороне мы находим другую полость *n*, которая помощью отверстия *∂* открывается наружу, окружена слоем клеток и образовалась путем слияния валиков *w* (рис. 15, 16, 17). Задняя граница этой трубки не ясно выражена и теряется в клетках, выполняющих заднюю часть тела эмбриона. Между этими обеими трубками несколько односторонне лежит клеточный тяж, который, по всей вероятности, образовался из клеток *mm* (рис. 14). Кроме того, мы находим в заднем конце эмбриона, между клеточным тяжом и наружным эпителиальным слоем, неправильное скопление клеток, также берущих начало от клеток *mm* (рис. 14).

Рассматривая этого эмбриона спереди в таком же поперечном разрезе, как рис. 16, мы получим рис. 21, где приподнимающиеся валики *w* замкнулись, а бороздка *f* (рис. 16 и 17)

ограничивает полость верхней трубки. Когда я впервые наблюдал эту стадию, я полагал, что верхняя трубка относится к кишечнику и представляет собой заднюю кишку. Прослеживая же развитие личинки дальше, я вскоре нашел, что эта вторая трубка становится эмбриональной нервной системой.

Это открытие побудило меня подробно изучить все предшествующие стадии развития, и мне удалось проследить образование трубки вплоть до замыкания спинных валиков. Тем самым была установлена полная аналогия образования нервной системы позвоночных и асцидий. Эта аналогия идет настолько далеко, что даже наружное отверстие *д* совершенно аналогично подобному отверстию, которое я нашел у зародышей *Amphioxus*.* Следующим непосредственно за этим изменением, наблюдающимся у эмбриона, является вырастание хвоста. Эмбрион сгибается в своей задней части; это сгибание происходит, однако, несколько односторонне, т. е. в образовании хвостового придатка большее участие принимает одна сторона, именно левая. Если же мы будем рассматривать эмбриона с правой стороны, то может показаться, что хвост вырастает на нижней стороне в виде бородавки.

На рис. 20 мы видим эмбриона, изображенного с той же стороны, с значительно более развитым хвостом. Клеточный тяж теперь уже хорошо развит и образует ось хвоста; он все еще состоит из ряда клеток. Между клеточным тяжом и наружным эпителием мы находим ряд еще довольно неправильно расположенных клеток. Верхняя трубка несколько больше замкнута в своей задней части, а полость *n* стала немного больше; эпителиальные клетки, наоборот, несколько уменьшились и на хвостовом придатке вследствие растяжения слегка вытянуты в длину.

На рис. 22 изображен с правой стороны несколько более развитой эмбрион. Здесь видно, как хвостовой тяж выходит с противоположной стороны. В остальном изменения пока

* Entwickelungsgeschichte des Amphioxus. Taf. II, Fig. 23.

очень незначительны. На переднем конце видно, что эпителиальные клетки вытянуты в длину и несколько дальше пошло замыкание верхней трубки. Отверстие *д* уже закрылось, хотя между клетками самой нервной трубки еще заметен небольшой просвет.

С этого времени мы считаем более удобным отдельно проследить и описать развитие каждого органа, с тем чтобы избежать повторений, которые неизбежны при описании отдельных стадий. Начнем с нервной системы.

На рис. 23 мы находим изменения, приводящие к возникновению новых образований. Полость *п* замкнута теперь со всех сторон; даже тот небольшой просвет между клетками, который мы видели на предшествующем рисунке, исчез, и задняя граница также резко выражена. Из трубки, открывающейся наружу на рис. 20, возник теперь удлиненный пузырь, состоящий из еще довольно больших и ясно выраженных клеток. От заднего его отрезка отделяются маленькие клетки, из которых самые задние превращаются в ганглий, а одна, лежащая совсем впереди, становится скоплением пигмента. Что касается возникновения этого скопления пигмента, то видно, что оно образуется в плазме клетки (рис. 23, *p*) и охватывает со всех сторон ядро, которое первоначально сохраняется как сильно преломляющее свет тельце; вскоре, однако, ядро исчезает, после чего все заполняется пигментом, скопление которого позднее превосходит даже размеры всей первоначальной клетки. Сзади лежащие клетки (рис. 23, *g*) образуют ганглий (рис. 24), окружающий со всех сторон скопление пигмента. Клетки ганглия тесно связаны как друг с другом, так и помощью своих передних концов со скоплением пигмента. Так образуется ганглий, который при своем максимальном развитии имеет форму листа клевера (рис. 25, *n'*), в вырезке которого лежит скопление пигмента. Общие контуры всего пузыря вскоре также значительно изменяются. Клетки, которые еще на рис. 23 почти одинаковы во всем пузырьке, вытягиваются более в задней и нижней его части; при этом верхняя, или наружная,

часть становится теперь совсем тонкой. Однако, прежде чем этот ганглий достигает своего полного развития, возникает другое пигментное тело и другой маленький ганглий.

Его возникновение происходит совершенно так же, как и первого тела. Сначала образуется маленькое возвышение из отделившихся клеток. В то время как все клетки увеличиваются в числе, на верхней стороне одной из них откладывается немного пигмента (рис. 23), причем ее нижняя часть становится сильно преломляющей свет и вытягивается в стебелек (рис. 24). Этот стебелек сидит на маленькой ручке клеток, которые, однако, никогда не достигают значительного развития. Остальные клетки этого пузыря оттянулись назад от передней стороны или стали значительно площе; место их наибольшего скопления — в задней части. Клетки стали весьма мелкими и общие контуры всего пузыря столь резко выражены снаружи, что приходится принимать наличие особой ограничивающей его более плотной мембраны. Пузырь замкнут со всех сторон.

Относительно этого органа много писалось и дискутировалось. Однако были известны лишь оба пигментных пятна, но их развитие и отношение к другим образованиям не были изучены. Что касается функции простого скопления пигмента *p* и другого образования *z* с прозрачным стекловидным стержнем, то мне кажется, что простое скопление пигмента, которое лежит непосредственно на особо построенных тонких и длинных клетках, несомненно служит для восприятия световых впечатлений.

Гораздо более загадочна функция другого образования. Если бы имело место обратное соотношение, т. е. сильно преломляющая свет часть лежала бы сверху, а пигмент снизу, то было бы весьма возможным все это образование рассматривать как предназначенное для восприятия света. Здесь же это кажется мне совершенно невозможным; напротив, мне представляется, что это образование скорее соответствует отолиту. Общая форма и способ прикрепления кажутся мне весьма подходящими для восприятия тех раздражений, которые полу-

чаются от сотрясения. То, что оно с верхней стороны довольно неровное, а с нижней стороны состоит из сильно преломляющего свет вещества, которое скорее похоже на известь, а может быть на хитин, повидимому, нисколько не противоречит моему взгляду, что этот орган — отолит. В только что вышедшей статье о нервной системе и органах чувств *Cephalopoda* я описал вместе с Овсянниковым отолит *Sepia*, в котором также можно различить две части: нижнюю, которая непосредственно прилегает к нервному образованию и состоит из весьма твердого и гладкого со всех сторон соединения извести, и наружную, составные части которой являются неправильными отложениями извести на отолите. Из всех этих фактов я делаю заключение, что орган *z* предназначен для улавливания звуков, а скопление пигмента — для восприятия света. Рис. 25, 27 и 28 представляют наивысшее развитие, которого достигает нервная система и ее органы у асцидий. В дальнейшем, при превращении личинки в сидящую асцидию, мы опишем только еще распадение и исчезновение этих органов.

Мне не удалось найти нервов, которые бы шли от нервных центров к периферии. Впрочем слишком велики трудности нахождения тонких нервных веточек у таких мелких и большей частью совершенно непрозрачных животных, какими являются личинки асцидий.

Теперь мы переходим к описанию органов движения личинки, именно к хвостовому придатку. Мы расстались с ним на рис. 23, когда весь хвост состоял из осевого тяжа *x*, наружного эпителиального слоя *e* и из небольшого числа клеток, неправильно расположенных между ними.

На рис. 23 осевой тяж доходит вверху уже почти до замкнутого нервного пузыря и тянется от этого пузыря до конца хвоста. Он состоит из ряда клеток, обладающих ясно выраженными ядрами. Как тяж, так и весь хвост не представляют непосредственного продолжения тела, но расположены относительно него несколько асимметрично, прикрепляясь к его левой стороне так, что, при наблюдении эмбриона с правой

стороны, верхняя часть тяжа оказывается частично прикрытой кишечным каналом. Первым изменением, которое мы наблюдаем в тяже, служит появление между клетками маленьких, сильно преломляющих свет телец (рис. 24, *r*). Это образование начинается в верхней части тяжа и продолжается постепенно до конца хвоста. Между каждыми двумя соседними клетками появляется первоначально в середине, почти как точка, сильно преломляющее свет тельце, которое все более и более разрастается и, как видно на рис. 24 и 25, вытесняет клеточное вещество из середины тяжа. Наконец, после того как это вещество уже так разрослось, что центральная часть клеток окончательно вытеснена, оно сливается и в середине простого тяжа клеток возникает тяж из плотного студенистого вещества, который следует рассматривать как скелет хвоста. После слияния этого вещества, оно продолжает развиваться еще дальше и полностью оттесняет протоплазму клеток к периферии (рис. 27). На этом рисунке видно, что развитой тяж состоит из плотного студенистого вещества *h* и одевающего его футляра, являющегося остатком выше описанных клеток. Этот футляр состоит из ряда ядер и незначительного количества протоплазмы. Мне не удалось подробно проследить судьбу ядер первичных клеток. Я наблюдал на многих клетках, что ядра во время образования студенистого вещества между клетками передвигаются к одной стороне. С уверенностью нельзя сказать, делятся ли они в дальнейшем или непосредственно переходят в удлиненные ядра, которые мы находим в футляре. Верхняя клетка клеточного тяжа, повидимому, сохраняет свою самостоятельность и остается почти той же величины, как и на рис. 24, только ее ядро оказывается несколько сдвинутым на сторону (рис. 27, *h'*).

Клеточное строение футляра ясно только благодаря ядрам, ибо сама протоплазма не разделена на клетки и кажется совершенно гомогенной. Клетки, помещающиеся на рис. 20 и следующих рисунках, между клеточным тяжом и наружным эпителиальным слоем, постепенно делаются удлиненными

(рис. 24) и вскоре становятся мускульными волокнами, сливающимися друг с другом и образующими таким путем род мускульного футляра вокруг осевого тяжа (рис. 27, *m*).

Кишечный канал личинки также претерпевает в это время значительные преобразования. Полость *h* (рис. 24) превращается благодаря сдавливанию клеток в подобие удлиненной щели, стенки на ее переднем конце изгибаются вверх и вперед и загибаются вокруг переднего конца нервной системы. На рис. 23 и 24 видны как рост стенок, так и непосредственно следующее за ним расширение полости *h* вверх. Вскоре мы находим, что щель, постепенно продвигаясь вперед, прорывает также и наружный эпителиальный слой и отделяется от внешнего мира только мантией (рис. 25). Возникшее таким образом отверстие является ротовым. В течение всего развития видно, как полость *h* распространяется далее назад.

Однако трудно установить, что делается здесь со стенками кишечного канала, так как в задней части тела обычно находится много свободно лежащих клеток, которые все затемняют. У вполне развитых личинок (рис. 27 и 28) видно, что кишечный канал уже образует ясные петли и в конце также открывается наружу (рис. 28, *a*). Интересным является вопрос, возникло ли это отверстие только теперь, или оно то же самое, которое мы видим на рис. 13, *a*. Наблюдать это непосредственно мне во всяком случае не удалось, но, по аналогии со многими другими животными, я мог бы сделать такое заключение. У *Sagitta*, *Amphioxus*, *Phoronis*, *Limnaeus*, *Echinus* и многих других мы знаем, что отверстие, сохраняющееся от первого впячивания, становится заднепроходным.[24] Не у всех личинок anus лежит именно так непосредственно подо ртом на одной линии; большей частью он несколько сдвинут на сторону. У личинки рис. 27 он совершенно не виден, ибо он лежит несколько к стороне, на рис. же 28 он виден. Одновременно с описанными изменениями идет также значительное размножение клеток, выполняющих полость тела. Что касается наружного эпителиального слоя, то мы находим, что, кроме общего

размножения и уменьшения эпителиальных клеток, на переднем конце личинки возникают еще особые образования, имеющие у различных видов *Ascidiae* различную форму. У *Asc. intestinalis* они представляют три конические удлинения, у *Phallusia mammillata* эти отростки закруглены (рис. 28). В обоих случаях они образованы удлиненными клетками эпителиального слоя, и большей частью через все образование тянется простая, сильно вытянутая тонкая клетка.

Таким образом, мы ознакомились теперь с развитой личинкой, и нам остается только проследить ее прикрепление и превращение в сидячую форму. Однако, прежде чем перейти к этим изменениям, я отмечу сперва некоторые аналогии в образовании нашей личинки с другими животными.[25]

Первая закладка зародыша, непосредственный переход шаров дробления в клетки эмбриона, образование сегментационной полости, или полости дробления, переход этой полости в полость тела и образование кишечного канала путем впячивания, — все это процессы, которые общи многим животным и уже были с полной достоверностью прослежены у *Amphioxus*, *Sagitta*, *Phoronis*, *Echinus* и других. Первая особенность в развитии всех позвоночных выражается в образовании спинных валиков и замыкании их в нервную трубку. Это образование нервной системы характерно для позвоночных; ни у одного из беспозвоночных не было указано ничего подобного. Гёксли (Huxley) в своем руководстве по сравнительной анатомии (стр. 70) ставит эту особенность в развитии нервной системы на первое место. Мы нашли подобное образование у асцидий и описали его на стр. 49. Далее, как известно, главной характерной чертой позвоночных является то, что их тело состоит из двух параллельных трубок: нижней — к и ш е ч н о й и верхней — н е р в н о й. То же самое мы видим и у личинок асцидий на рис. 20, 22 и 23. Рис. 21 представляет поперечный разрез личинки. Правда, у позвоночных между обеими трубками встречается еще плотный тяж — chorda dorsalis. У личинок асцидий, если даже и имеется такой тяж, он не заходит

так далеко, чтобы оказаться на том поперечном разрезе, который проходит через обе трубки (кишечную и нервную; рис. 23 и 24); он лежит несколько далее назад.

В качестве существенного признака считают также то, что нервный центр у позвоночных не прободается пищеводом. То же самое встречается, однако, у всех низших животных почти всех типов, так что в нашем случае этому признаку нельзя придавать большого значения.

К главным признакам позвоночных относится также наличие плотного тяжа — chorda dorsalis. Принято, что у беспозвоночных нет ничего подобного. Правда осевой тяж хвоста личинок асцидий изучался многими исследователями, однако он толковался весьма различно, Иог. Мюллер (Yoh. Müller),* исследовавший соответствующее образование личинок аппендикулярий,[26] на стр. 107 говорит: «По оси проходит цилиндр, который почти подобен хорде *Cyclostomata*, но он имеет тонкозернистое строение; над и под цилиндром проходит по сосуду, которые в конце цилиндра и перед концом хвоста дугообразно связаны. В этих сосудах протекают зернышки: в брюшном сосуде — к концу хвоста, в верхнем сосуде — обратно, к «головке молотка» (Hammerkopf). Шире цилиндра с сопровождающими его сосудами является обкладка сторон вымпела слоем вещества, которое, повидимому, служит для его движения почти так же, как боковые мышцы на рыбьем хвосте. Того же мнения придерживался Лейкарт. Напротив, Гегенбаур у аппендикулярий** и Крон у личинок асцидий*** считают осевой цилиндр за упругую, наполненную жидкостью полость. Это предположение мне кажется совершенно неудачным.

---

* Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee, Vexilaria flabellum. Müller's Arch., 1846, S. 106.

** По новейшим исследованиям Гегенбаура, доказано, что эта обкладка состоит из поперечнополосатых мышц (Gegenbaur. Zur Organisation der Appendicularien. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. VI, 1856).

*** Krohn. Ueber die Entwickelung der Ascidien. Müller's Arch., 1852, S. 316.

Сопоставляя развитие клеточного (рис. 20, *x*) тяжа, образующего осевой цилиндр хвоста (рис. 27) личинок асцидий, с развитием chorda dorsalis *Amphioxus*, мы получаем еще несколько точек опоры для более точного сравнения.

Chorda dorsalis у *Amphioxus** (рис. 22) возникает совершенно так же, как и у всех других позвоночных, — в качестве клеточного тяжа, который первоначально состоит только из одного ряда прилегающих друг к другу клеток. Эта стадия, следовательно, вполне совпадает с той, которую мы видим, например, на рис. 20 этой работы. Дальнейшее развитие как у *Amphioxus*, так и у асцидий заключается только в размножении и уменьшении клеток. У *Amphioxus* (рис. 24) образование вещества хорды начинается путем возникновения маленьких, сильно преломляющих свет телец, первоначально лежащих только в середине тяжа. При дальнейшем росте эти тельца частично сливаются; таким путем образуются более крупные массы, которые придают всей хорде молодого *Amphioxus* пестрый вид (рис. 28). При дальнейшем развитии это вещество образует ряд круглых пластинок, составляющих chorda dorsalis *Amphioxus*. Все эти пластинки окружены футляром хорды, так что у *Amphioxus* chorda dorsalis состоит из центрального выделенного вещества и футляра хорды, того именно, что мы находим в хвостовом тяже асцидий, с той только разницей, что у асцидий это вещество не превращается в обособленные пластинки, но сливается, т. е. оно не столь плотно, а более жидко.

Исходя из всего этого, я думаю, что можно с полным правом сравнивать как функционально, так и генетически о с е в о й ц и л и н д р (рис. 27, *h*) хвоста асцидий с chorda dorsalis *Amphioxus*. Я хотел бы еще упомянуть здесь одно наблюдение моего друга Ножина, которое, к моему большому сожалению, до сих пор еще не опубликовано и в справедливости

* A. K o w a l e v s k y. Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Fig. 22.

которого я мог сам неоднократно убедиться, именно, что «вдоль осевого цилиндра хвоста аппендикулярий располагается ряд парных ганглиев». Эти ганглии наблюдались еще Гегенбауром,* но толковались только как зачатки.

Я упоминаю все эти наблюдения, ибо, повидимому, они дают нам намек на то, каким образом можно объяснить появление и образование типов позвоночных животных, в особенности если мы присоединимся к взгляду Кёлликера, что личинки, размножаясь самостоятельно, могут дать новые формы.[27]

На рис. 1 мы видели, что яйцо окружено особым студенистым веществом, в котором лежат желтоватые тельца. Это студенистое вещество и его тельца происходят из фолликула, в котором образовалось яйцо. При развитии эмбриона (рис. 23 или 24) это вещество совершенно пассивно следует за всеми преобразованиями шаров дробления. При впячивании бластодермы, которое изображено на рис. 8, 9 и 10, это вещество также впячивается, и мне нередко удавалось обнаружить его в том малом пространстве, которое изображено на рис. 12, *b*. Желтые зернышки находились в студенистом веществе. Единственное изменение, которое испытывают желтые тельца, мне кажется, заключается в том, что они ко времени первых стадий дробления выходят совершенно на периферию студенистого вещества и, так сказать, приклеиваются к нему (рис. 6). На рис. 27 и 28 мы видим желтые тельца *z*, которые выпускают в совершенно прозрачное студенистое вещество бесцветные отростки, вскоре разветвляющиеся. Вместе с образованием этих отростков исчезает и желтая окраска телец; постепенно теряя окраску, они, наконец, совершенно проникают в студенистое вещество. При этом у большинства становится видимым ядро, и протоплазма этих, ставших теперь клетками, телец часто соединяется своими отростками. Эти клетки, повидимому, двигаются и вероятно принадлежат

* Gegenbaur. Zur Organisation der Appendicularien. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. VI, 1856.

к описанным Кёлликером блуждающим клеткам, хотя движения их столь медленны, что их нельзя наблюдать непосредственно.

Превращение личинки в сидячую форму было прослежено только у *Ascidia intestinalis*. Через несколько часов после того, как личинка вышла из яйца, она старается прикрепиться к какому-либо предмету. Обычно она выбирает стенки сосудов, в которых содержатся личинки. Я ставил почти всегда предметные стекла в сосуд с личинками; личинки прикреплялись к ним, и это давало мне возможность переносить животных под микроскоп совершенно неповрежденными и по возможности в естественном положении и проследить затем их рост и изменения при более значительном увеличении.

Личинки прикрепляются тремя выростами, которые мы видели на рис. 29. Вслед за этим втягивается хвост (рис. 29), причем можно заметить, как осевой тяж распадается на отдельные куски *hh* и принимает изогнутую форму. Клетки, которые образовывали футляр и были совершенно незаметны, собираются в прекрасные большие клетки, которые еще окружают куски разрушенного осевого тяжа. Мускульные нити, служившие для движения хвоста, вновь превращаются в простые округлые клетки *m* и заполняют пространство, которое еще сохраняется между втянувшейся осевой частью и наружным эпителием. Со своей стороны студенистое вещество наружной мантии также стягивается и первоначально образует на своей поверхности ряд морщин, видимых на рисунке в поперечном разрезе. Одновременно со втягиванием хвоста начинается также спадение нервного пузыря; центральное пространство становится много меньше, ганглии, на которых лежали скопления пигмента, и отолит теряют свои явные границы, и их клетки становятся весьма сходными с другими клетками этого образования, которые теперь также более округлы.

На рис. 30 мы находим молодую асцидию, у которой уже сильно подвинулась редукция. От ранее обладавшего клетками хвоста осталось почти бесформенное вещество, в котором только с трудом можно найти кое-где клетки. Полость нервного

центра сжалась до совершенно незначительного пространства, и все клетки стали однообразными. На рис. 31 уже не осталось никаких следов первоначальной полости, и все клетки слились в одну кучу, в которой оба пигментных тела лежат совершенно неправильно. Также мало остается от трех выростов, которыми личинка прикрепилась; все три слились вместе, и образующие их клетки первоначально составляют кучу клеток, которые постепенно выселяются в студенистое вещество. Сам конец тела несколько расширяется (рис. 31), приобретая форму ноги; от него отходят отростки для лучшего прикрепления асцидии (рис. 31, *t*).

Вместе с редукцией органов анимальной жизни особенно сильно развивается кишечный канал; его просвет становится теперь всюду ясным, и его изгибы выражены более резко. Вся передняя часть кишечника, которую мы видели на рис. 29 и 30 как большое скопление клеточного материала *k*, превращается теперь в весьма широкое образование с почти четырехугольным просветом. На одной стороне (рис. 31, *k*), которая соответствует передней стороне личинки, стенки становятся весьма толстыми, а образующие их клетки желтоватозернистыми. От этой камеры (рис. 31, *b*) в заднем конце отшнуровывается довольно объемистый отдел *m*, становящийся желудком. Кишечный канал направляется от желудка вниз, делает изгиб и затем идет прямо к заднепроходному отверстию *a*. Анальное отверстие, как и его выход наружу, частично лежат на другой стороне, так что на данном рисунке они только просвечивают с другой стороны. В нижнем переднем конце большой камеры мы находим скопления клеток *c*, происхождение которых я не могу точно выяснить. Эта кучка могла возникнуть из клеток, находящихся в полости тела, или образоваться путем отшнурования из стенок кишечного канала. Из этого скопления образуется сердце и перикардий.[28]

На рис. 32, представляющем асцидию с другой стороны, мы замечаем значительно более развитую форму. Первая большая камера кишечного канала превратилась в жаберный

мешок. По обеим сторонам передней камеры образовалось по две жаберных щели. Образование щелей происходит следующим образом. Эпителиальный слой (рис. 32, *e*) и стенки переднего отдела кишечного канала (передней камеры), которые по обеим сторонам молодой асцидии тесно прилегают друг к другу, сливаются на каждой стороне в двух местах. Глядя сверху, мы находим две параллельно идущих более темных полосы (рис. 34), которые возникли в результате уплотнения ткани в этом месте. Рассматривая эти места в поперечном разрезе, мы получаем рис. 33, где *e* представляет собой эпителиальный слой, *d* — стенку передней полости кишечного канала, *f* и *h* — слившиеся места. Жаберные щели образуются в середине слившихся стенок тела и постепенно расширяются все более и более. Вода втягивается через большое отверстие *o*, входит в камеру и сквозь жаберные щели поступает в пространство между эпителиальным слоем тела и студенистым слоем; последний простирается вплоть до отверстия a', через которое выбрасываются также и экскременты, выходящие из анального отверстия. Дальнейшее развитие жаберных щелей идет все тем же описанным способом и четыре следующие возникают по две на каждой стороне, между уже существующими. Вместе с развитием жаберных щелей идет и образование сердца. Кучка клеток, которую мы видели на рис. 31, *c*, постепенно превращается в перикардий и сердце. Детали этого процесса я не смог проследить. Вновь возникшее сердце пульсирует попеременно то в одну, то в другую сторону и гонит кровяные тельца по обеим направлениям. Свободные клетки, находящиеся в полости тела, превращаются теперь в кровяные тельца. Большая часть клеток, составлявших нервную систему личинки, также превращается в кровяные тельца. От эмбриональной нервной системы сохраняется только совершенно незначительный ганглий, становящийся ганглием сидячей асцидии. Таким образом, для сидячей формы не образуется нового ганглия, но сохраняется часть старого. Жировое тело, которое первоначально занимало такое значительное пространство у молодой асцидии, посте-

пенно растворяется. Превращение клеток нервной системы в кровяные тельца и уничтожение жировой массы *f* уже было описано Кроном.

При дальнейшем развитии на кишечном канале появляются странные образования, которые я совершенно не могу объяснить себе. Это слепые мешки, которые полностью обволакивают кишку. Первоначально я их считал за клеточные выросты, но, повидимому, они представляют собой гораздо более сложные образования, развитие которых осталось для меня неясным. Я надеюсь, однако, при новом посещении Средиземного моря еще подробнее проследить развитие сидячей формы.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. Яйцо *Ascidia intestinalis*: *a* — наружная желточная оболочка; *b* — студенистый слой; *c* — желтые тельца; *д* — желток; *e* — сперматозоиды, прикрепляющиеся своими хвостами к желточной оболочке. Увел. 303.

Рис. 2. Два шара дробления. Видны просвечивающие ядра. Желток располагается вокруг в виде лучей. Увел. 114.

Рис. 3. Четыре шара дробления. Увел. 114.

Рис. 4. Путем экваториального деления четыре шара распадаются на восемь. Увел. 114.

Рис. 5. 16 шаров дробления, окружающих центральное пространство *c*. Видны только 8 шаров одной стороны. Увел. 114.

Рис. 6. Следующая ступень примерно с 64 шарами, в поперечном разрезе; *c* — центральная полость дробления, или бэровская полость.

Рис. 7. Шары дробления, или клетки, смыкаются и сдавливают центральную полость до размеров щели. Поперечный разрез. Увел. 303.

Рис. 8. Нижние клетки начинают впячиваться.

Рис. 9. Впячивание идет дальше, начинается образование новой полости *h*. Центральная полость, или полость дробления, остается только в виде щели между сжатыми слоями. Увел. 303.

Рис. 10. *h* — полость, возникшая, благодаря впячиванию; *a* — ее наружное отверстие; *c* — остаток центральной полости.

ТАБЛИЦА II

Рис. 11. Благодаря размножению клеток полость *h* сильно сужена.

Рис. 12. Сжатие полости *h* достигает своего максимума. Вверху видна щель *b*, которая благодаря расширению просвета вскоре станет полостью *h*.

Рис. 13. *h* — полость; *a* — ее наружное отверстие.

Рис. 14. Клетки, ограничивающие полость *h*, размножаются. Яйцо изображено в горизонтальном поперечном разрезе.

Рис. 15. То же яйцо сверху; начало образования спинных валиков.

Рис. 16—17. Яйцо рис. 15 в поперечном разрезе, чтобы показать высоту валиков: *h* — полость кишечного канала; *w* — спинные валики; *f* — борозда между спинными валиками.

Рис. 18. Яйцо со слившимися спинными валиками в продольном разрезе: *h* — полость кишечного канала; *g* — окружающие ее клетки; *c* — полость тела, *n* — полость нервной трубки; *k* — окружающие ее клетки; *∂* — отверстие нервной трубки наружу; *e* — эпителиальные клетки; *s* — клеточный тяж.

Рис. 19. Тот же эмбрион, несколько более развитый.

ТАБЛИЦА III

Рис. 20. Эмбрион, хвост которого уже значительно развился: *h* — полость кишечного канала; *n* — полость нервной трубки; *∂* — отверстие нервной трубки наружу; *x* — клеточный, или осевой, тяж хвоста; *m* — клетки, которые лежат между осевым тяжом и эпителием и позднее преобразуются в мускульные нити.

Рис. 21. Поперечный разрез из передней части эмбриона рис. 20, примерно в том месте, где на рис. 20 стоят буквы *h* и *n*. Ту же форму поперечных разрезов представляют эмбрионы, изображенные на рис. 18 и 19. *h* — полость кишечной трубки; *n* — полость нервной трубки; *c* — полость тела; *e* — эпителиальный слой.

Рис. 22. Несколько более развитая стадия, чем на рис. 21, с другой стороны. Нервная трубка замкнулась, полость *n* стала несколько более объемистой.

Рис. 23. В нервной трубке на заднем конце клетки делятся надвое; возникает новый ряд клеток *g*. В клетке *p* скопляется пигмент, и клетка вскоре совершенно заполняется им. На нижней передней стенке некоторые клетки также делятся; *n* — полость пузыря.

Рис. 24. Клетка *p* стала скоплением пигмента. Клетки *g* рис. 23 размножились далее, выполняют тесным рядом задний конец пузыря и окружают скопление пигмента. На переднем конце образуется из одной клетки тельце *z* со стебельком, сидящее на ряде клеток. Передняя верхняя стенка пузыря значительно утоньшилась. Стенки кишечного канала образуют загиб вокруг переднего края нервного пузыря. Полость кишечного канала продолжается также несколько далее. На переднем крае тельца эпителиальные клетки превратились в два валика *s*. Между клетками осевого тяжа выделились округлые, сильно преломляющие свет студенистые овальные тела *r*. Клетки *m* рис. 20 становятся теперь удлиненными мускульными клетками.

Рис. 25. Дальнейшее развитие тех же частей. Полость кишечного канала продолжается до студенистого слоя, прободая таким образом эпителиальную оболочку. Вещество, которое выделяется в качестве круглых тел между клетками осевого тяжа, растет так, что участки его, расположенные между соседними клетками, сливаются (*rr'*); таким образом возникает осевой цилиндр осевого тяжа.

Рис. 26. Развитая свободная личинка *Asc. intestinalis*: *g* — студенистый слой наружной мантии с его ядрами; *o* — ротовое отверстие; *n* — полость нервного или чувствующего пузыря; *a* — осевой цилиндр хвоста; *f* — концевой плавник. Увел. 100.

Рис. 27. Передняя часть той же личинки при более сильном увеличении: *g* — студенистый слой; *z* — клетки в нем; *o* — ротовое отверстие; *b* — стенки пищеводной части кишечного канала; внизу виден разнообразно изогнутый кишечный канал. Отверстие канала лежит на другой стороне; *n* — полость чувствующего пузыря. Внизу видно пигментное скопление *p*, окруженное цилиндрическими клетками, несколько кпереди — тельце на стебельке со своими маленькими ганглиями. Весь пузырь одет клетками, которые на передней и верхней стенках сильно спались; *h* — осевой цилиндр хвоста; *h'* — его футляр со своими ядрами и протоплазмой; *m* — мускулы. В полости тела сконцентрировалось много свободных клеток; *rrr* — три конических образования, служащих для прикрепления личинки.

Рис. 28. Личинка *Phallusia mammillata*. Полость тела, заполненная большим числом клеток.

ТАБЛИЦА IV

Рис. 29. Личинка прикрепилась, хвост втянулся: *h* — осевой цилиндр который при стягивании и сгибании распался на пять частей; *h'* — клетки футляра, которые теперь у сжавшейся формы являются крупными клетками; *m* — клетки, которые большей частью происходят из редуцировавшихся мускулов; *s* — студенистый слой хвоста, сложившийся в складки; *f* — плавник еще виден. Чувствующий пузырь редуцируется. Стенки на переднем конце значительно вытягиваются вперед.

Рис. 30. Втянувшиеся внутренние клетки хвоста превратились в жир. Нервная система редуцируется. Полость *n* незначительна. Передний конец вытянулся. Три конических образования *rrr* рис. 29 превратились в скопления клеток, которые выселяются в студенистый слой. Просвет и стенки кишечного канала ясно видны.

ТАБЛИЦА V

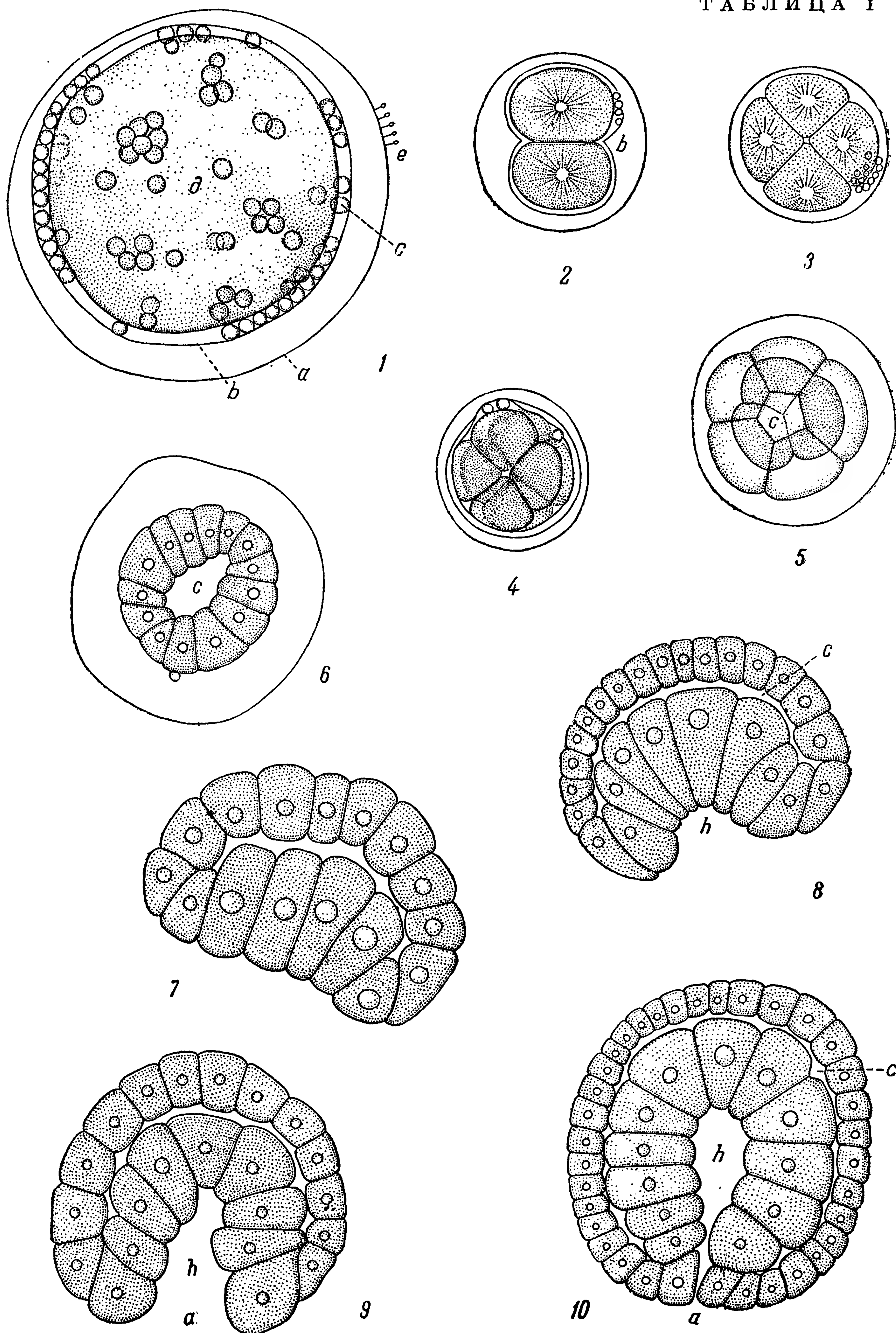
Рис. 31. От трех отростков *rrr* рис. 29 не видно никаких следов; передний же конец, напротив, расширился в виде ноги *t*. Полость чувствующего пузыря совершенно исчезла. Передняя камера кишечного канала стала почти четырехугольной: *o* — ротовое отверстие; *a* — анальное отверстие (просвечивает); *f* — жировое тело; *c* — скопление клеток, являющееся зачатком сердца.

Рис. 32. Развившаяся молодая асцидия; *o* — ротовое отверстие, или входное отверстие; *b* — вход из передней камеры в кишечный канал; *b'* — задняя кишка; *b''* — отверстие из пищевода в желудок; *b'''* — место, где кишка выходит из желудка; *kk* — жаберные щели; *a'* — выводное отверстие; *a* — anus; *f* — жировое тело; *c* — сердце с его двумя камерами и перикардием; *m* — желудок.

Рис. 33. *e* — эпителиальный слой; *d* — стенки передней камеры кишечного канала; *f* и *h* — слившиеся места обеих стенок.

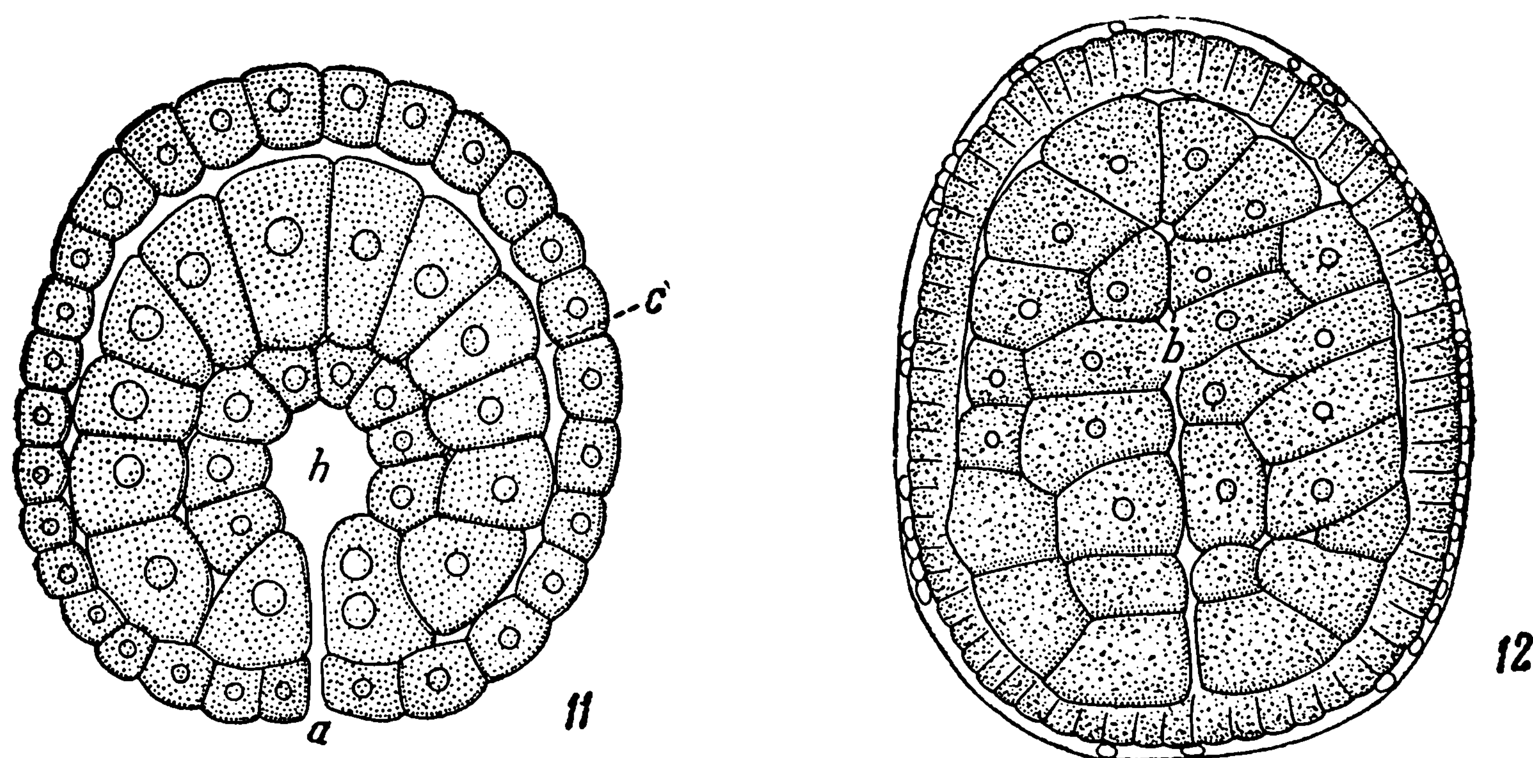
Рис. 34. То же, вид с поверхности.

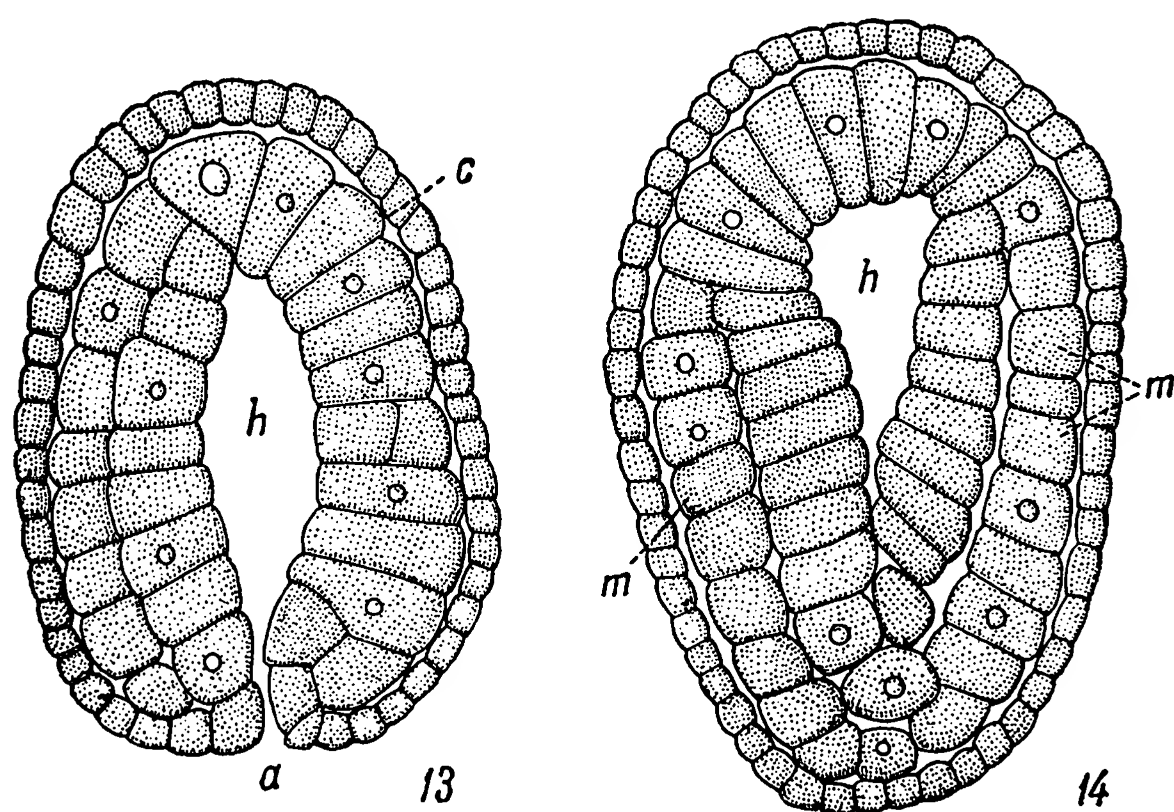
Рис. 35. Молодая асцидия с той стороны, на которой лежат anus и нервный узел: *a'* — выходное отверстие; *a* — anus; *f* — жировое тело; *o* — входное отверстие; *c* — нервный узел; *m* — желудок; *kk* — жаберные щели.

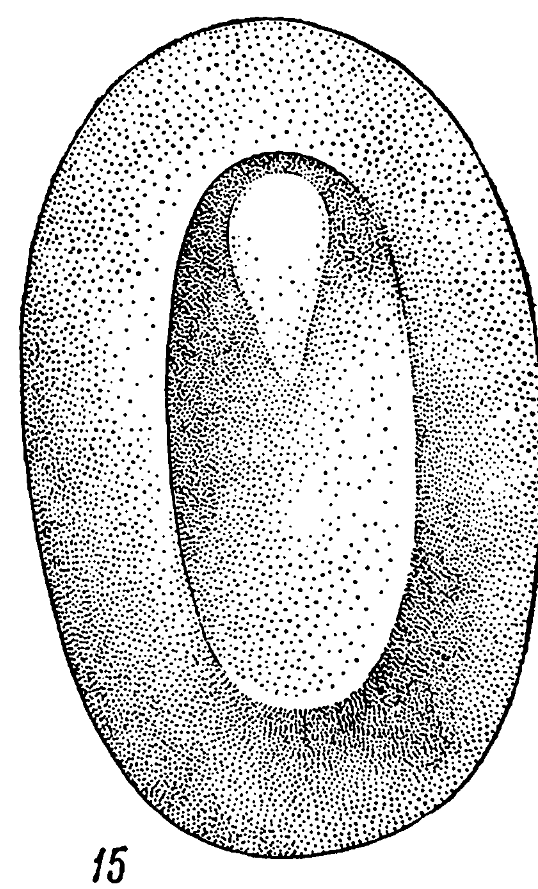


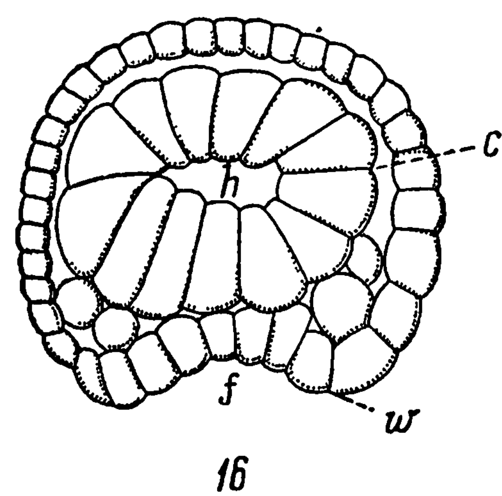
a
b
c
e
д
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
h

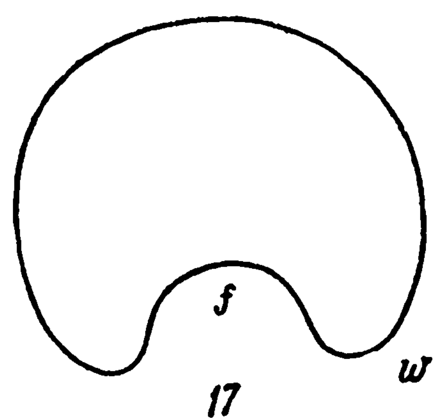
ТАБЛИЦА II

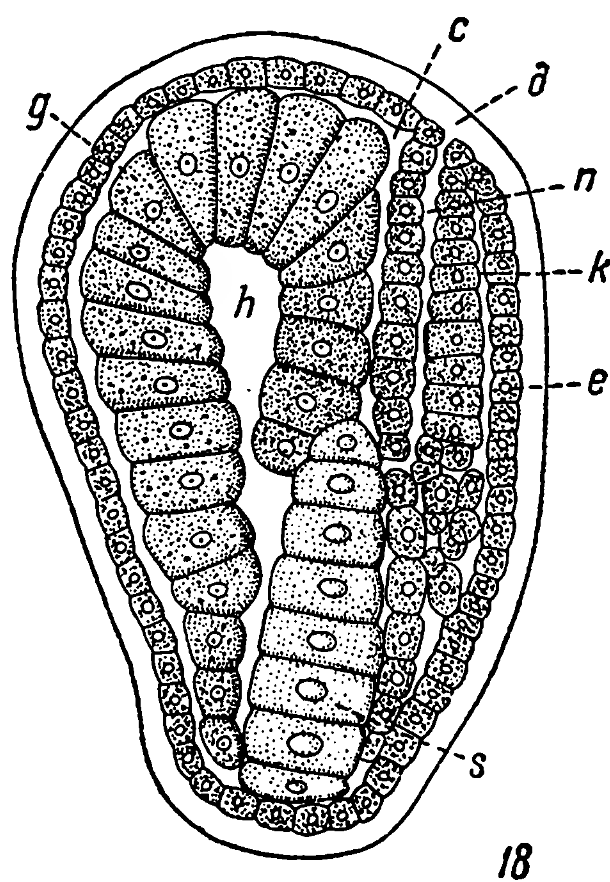


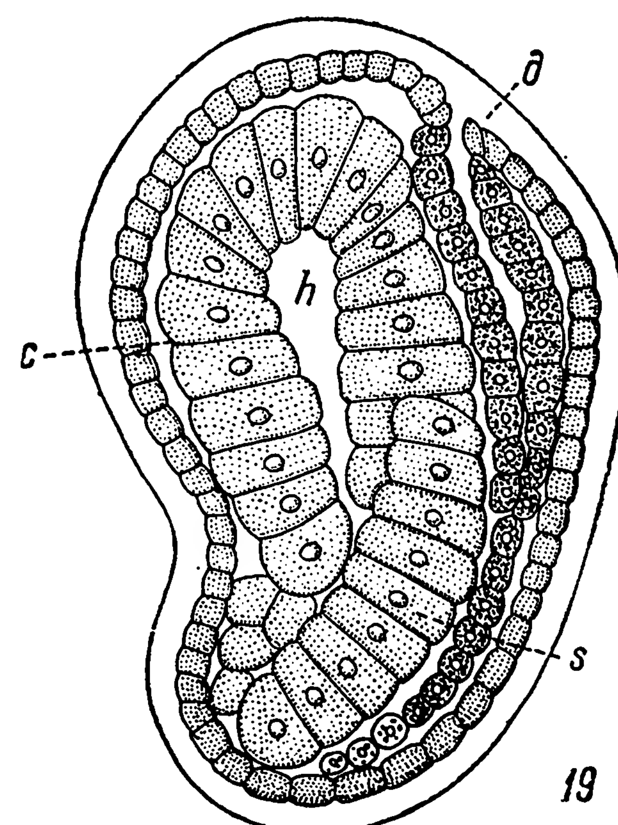


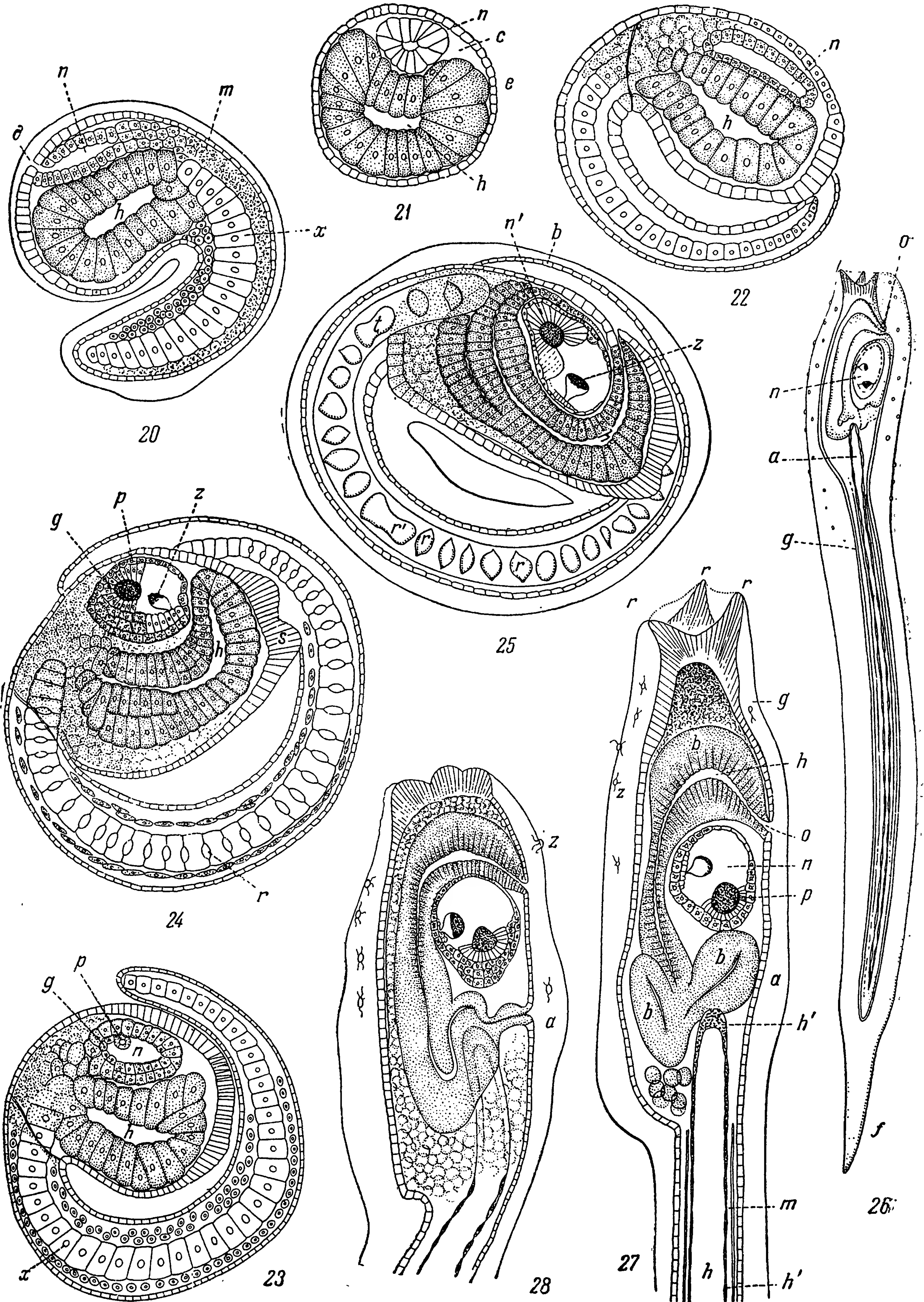











n
m
д
h
x
20
n
c
e
h
21
n
h
22
n'
b
z
t
r'
r
25
o
n
a
g
f
26
g
p
z
h
s
r
24
p
g
n
h
x
23
z
a
28
r
r
r
g
b
h
z
o
n
p
b
b
a
h'
m
h
h'
27

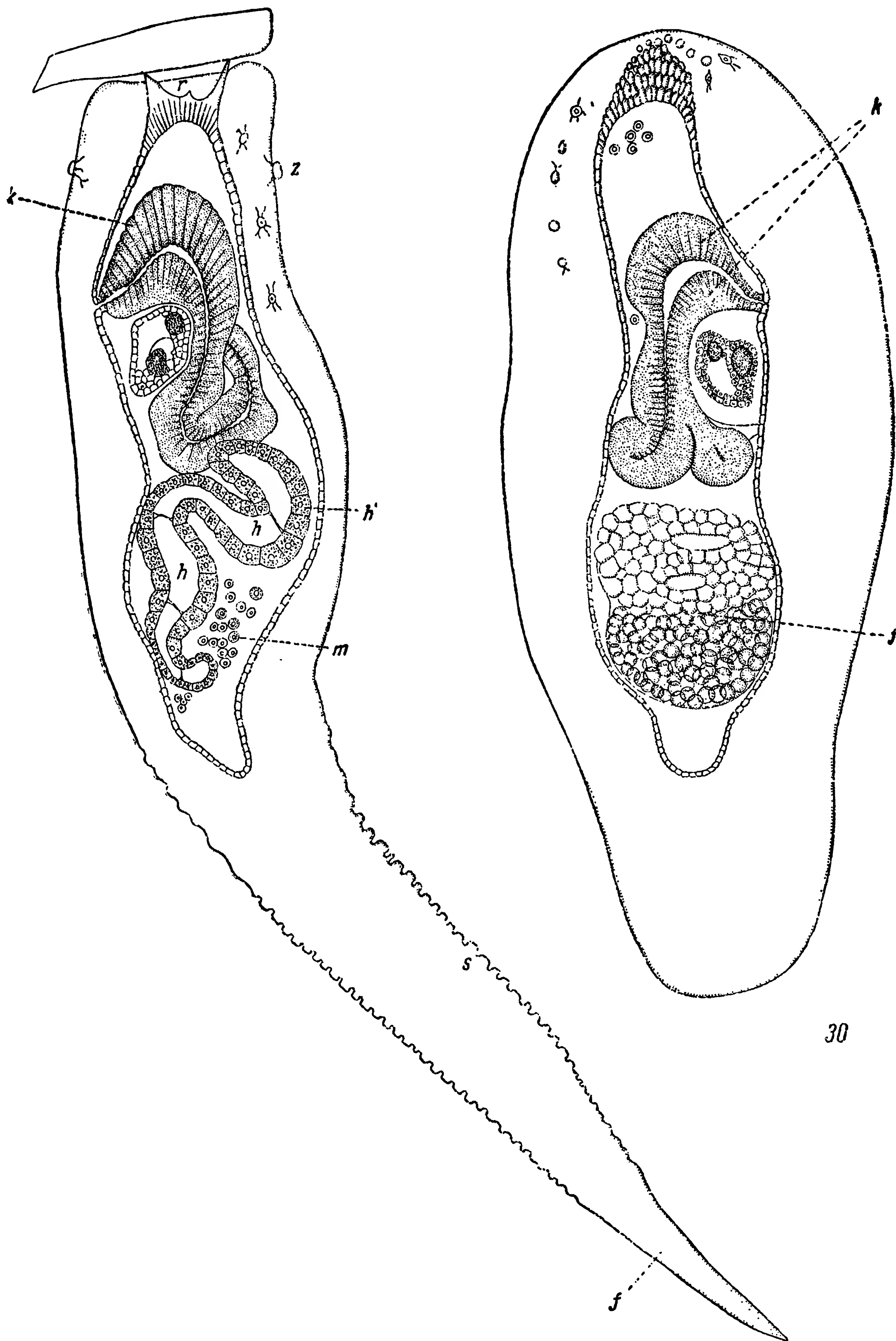
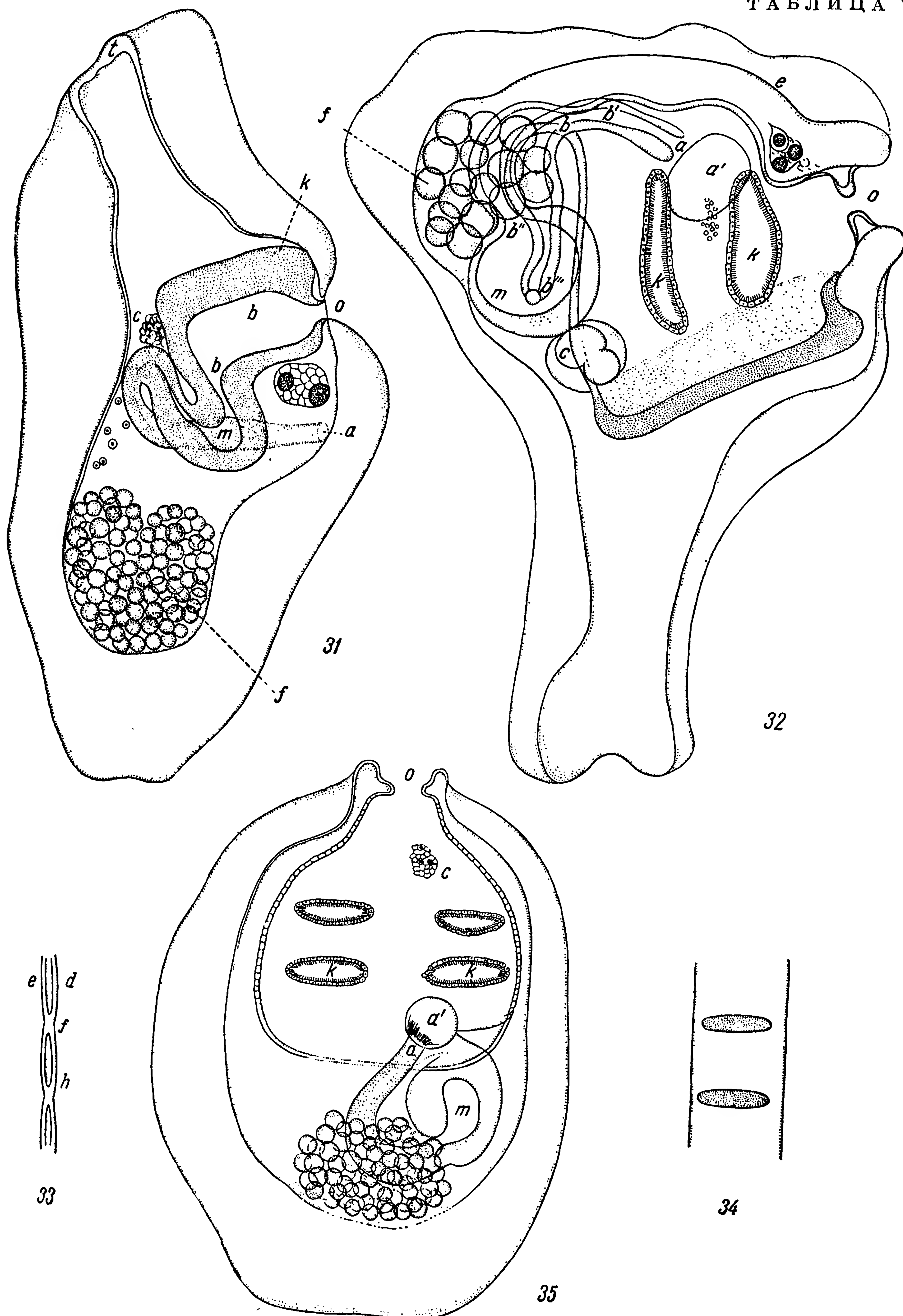

r
k
z
h'
h
h
m
s
f
k
f
30

ТАБЛИЦА V



ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО РАЗВИТИЮ ПРОСТЫХ АСЦИДИЙ

После того, как я представил в 1866 г. свою статью «История развития простых асцидий» Петербургской Академии, я вновь имел случай в 1867 и 1868 гг. посетить Средиземное море и проверить свои прежние исследования по этому предмету; в основном они оказались правильными, только в некоторых пунктах неполными, и уже в Триесте в 1867 г. я обнаружил недостаточность моих данных по нервной системе и образованию клоаки. К тому времени я уже нашел ганглий позади чувствующего пузыря, или мозга, и мог установить его происхождение из клеток замыкающейся спинной борозды.

Я предполагал опубликовать свои новые выводы по развитию асцидий в одной общей статье, которая касалась бы развития *Tunicata* вообще; между тем, однако, по этому предмету вышли в свет две работы,* и, поскольку в особенности вторая ** возбудила значительный интерес в научном мире подтверждением позвоночной природы личинок асцидий, я также решил не задерживать далее моих новых исследований по асцидиям, ибо, как я надеюсь, они выяснят еще некоторые нерешенные вопросы эмбрионального развития.

После опубликования моих исследований И. Мечников *** предпринял в 1868 г. проверку моих данных по развитию и, к моему удивлению, пришел к совершенно другим выводам;

---

* Mém. de l'Acad. de St. Petersb., VII série, t. X.

** C. Kupfer. Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Arch. f. micr. Anat., Bd. VI, H. 2.

*** Bull. de l'Acad. imp. de St. Petersb., t. XIII, 1869, p. 293.

он утверждал, что между развитием асцидий и позвоночных животных нет никакой аналогии и что мои данные по развитию нервной системы неправильны. Из своих исследований он сделал вывод, что асцидии обладают в своем развитии большим сходством с *Arthropoda* и *Hirudinei*, чем с позвоночными. Свои результаты он опубликовал только в виде предварительного сообщения, не приводя никаких доказательств неправильности моих исследований. При дальнейшем описании отдельных стадий я буду еще иметь возможность подробнее разобрать данные Мечникова.

Проф. Купфер (Kupfer) в уже цитированной выше статье описывает развитие *Ascidia canina* и во многих отдельных наблюдениях сходится со мной; он вполне признает и значительно расширяет мое уже ранее высказанное толкование о родстве между личинками асцидий и позвоночными животными. Можно только пожалеть, что недостаточный материал, бывший в распоряжении Купфера, не позволил ему глубже проникнуть в отдельные процессы и даже в некоторых случаях привел его к ложным толкованиям.

Обращаясь теперь к моим новым наблюдениям, я хотел бы только отметить, что мои исследования были проведены над несколькими видами асцидий (*Asc. intestinalis, mammillata, mentula, clavellina*) и результаты их оказались весьма сходными; при дальнейшем описании я буду придерживаться развития *Phallusia* или *Ascidia mammillata*, если только я не указываю отдельно другие виды.

Я разделю мое описание на две части: в первой мы будем изучать образование личинки, во второй — асцидии. При отдельных описаниях, с целью облегчить сравнение, я буду придерживаться деления, принятого Купфером.

РАЗВИТИЕ СВОБОДНО ДВИГАЮЩЕЙСЯ ЛИЧИНКИ

Купфер начинает свое изложение с описания образования яйца, причем я полностью согласен с тем, что касается отдельных частей собственно яйца; впрочем я счи-

таю правильным мое прежнее мнение о происхождении желтых клеток — Testazellen Купфера — из клеток фолликула.[29]

Когда я повторял мои наблюдения над асцидиями, А. Бабухин в 1867 г. предпринял в Триесте наблюдения над возникновением Testazellen и подтвердил и расширил мои данные о том, что эти клетки происходят из эпителия фолликула. Я теперь вновь проверил эти наблюдения и даю здесь рисунки их развития. Рисунки я сделал с развивающихся яиц *Ascidia intestinalis*, так как этот вид доступен и Купферу и мои наблюдения могут быть им проверены.

Что касается приготовления препаратов, то лучшую картину я получал, готовя срезы через яичник, уплотненный раствором хромовой кислоты (1/2—1%).

Наиболее молодой из изображенных мною фолликулов (рис. 1) соответствует тому, который представлен Купфером на его первом рисунке; я нахожу только больше клеток, образующих его эпителий. В следующем фолликуле (рис. 2) мы видим, что эпителиальные клетки уже значительно размножились и что некоторые из них несколько погружаются в желток. Таким образом они почти совершенно отделяются от стенки фолликула и входят в желток. В фолликуле, который изображен на рис. 3, внедрение клеток фолликулярного эпителия в поверхностный слой желтка уже закончено, кроме того клетки значительно размножились и образуют почти сплошной, хотя еще и плоский эпителий вокруг желтка. Поперечный разрез яйца, значительно более близкого к зрелости (рис. 4), соответствующего стадии, которую Купфер изображает на своем рис. 3, показывает нам далее, что клетки, проникшие в желток, образуют сплошной цилиндрический эпителий и уже имеют желтоватую окраску. Снаружи они окружены эпителиальными клетками фолликула, которые к этому времени приобретают сетчатый вид. Ядро и ядрышко яйца сохраняют на всех этих стадиях, как это видно на рисунках, одну и ту же величину. Чем дальше продвигаются яйца в яйцевод, тем

больше разрастаются в радиальном направлении клетки *a* рис. 1 и 2. Лучи состоят из светлого центрального пузырька и сетчатого вещества. Центральные пузырьки (*b* рис. 4) происходят из ядра эпителиальной клетки и всегда прозрачны, несколько жироподобны и сильно преломляют свет. Купфер изображает эти пузырьки желтыми (рис. 5), чего я не наблюдал ни у одной асцидии.

Желтые Testazellen образуют у *Ascidia intestinalis* непрерывный ряд, но лишь однослойный, а не располагаясь в несколько рядов, как изображает Купфер на рис. 4, 5 и 6, если только я правильно понял его рисунки. У *A. mammillata* и *mentula* желтых Testazellen много меньше, как я это изобразил на рис. 1 моей прежней статьи. Что касается происхождения студенистого слоя, окружающего яйцо, то он обособляется от Testazellen к тому времени, когда они еще образуют плотный эпителий вокруг яйца, а в яйцах *A. mammillata*, где Testazellen гораздо малочисленнее, студенистый слой появляется значительно раньше, чем у *A. intestinalis.*

При таком описании исключается, по крайней мере для Testazellen *A. intestinalis*, *mammillata*, *mentula* и *clavelina*, возможность свободного образования клеток; я позволю себе, однако, сделать еще одно замечание, относительно примера свободного образования клеток, приводимого Купфером. Еще далеко не установлено, образуются ли в яйцах *Diptera* ядра клеток бластодермы свободно или они происходят от деления невидимых в жировой массе ядер. Вообще очень легко считать исчезнувшим такое ядро, которого не видно; в эту ошибку впадают очень многие наблюдатели. Так обстоит дело со свободным образованием ядер; если их возникновение не наблюдалось, то говорят, что они образовались свободно. Что касается новообразования ядер в бластодерме яйца мух, так же как и образования ядер до дробления яйца, то это все вопросы, решение которых еще весьма спорно. Чтобы утверждать о свободном образовании ядер в яйце, необходимо непосредственно

проследить шаг за шагом как исчезновение ядер в яйце, так и их новообразование.[30]

После дробления яйца асцидий возникает небольшая полость дробления, которая у всех изученных мною асцидий, а следовательно, и у *A. intestinalis*, окружена одним слоем клеток. Правильность этого наблюдения мне подтвердил также и Мечников. Купфер сомневается в том, чтобы это было так, и говорит, что до впячивания кишечного канала полость дробления «во всяком случае окружена не простым слоем клеток» (стр. 15) и ссылается на свой рис. 7, на котором, однако, вовсе не изображено полости; поэтому я думаю, что, вопреки толкованию Купфера, или установка микроскопа была не на центральную часть эмбриона, или рисунок был сделан с яйца, у которого уже началось впячивание или, по крайней мере, значительное уплощение на противоположной стороне; к последнему мнению меня приводит в особенности замечание Купфера (стр. 15), что «клетки, непосредственно окружающие полость, иначе окрашены», а, как показывает рис. 8 Купфера, другая окраска свойственна только впячивающемуся слою. Яйца *A. intestinalis* слишком непрозрачны, чтобы можно было так ясно видеть весь процесс, как у других асцидий, однако при просветлении их крепкой уксусной кислотой я вижу, что полость дробления совершенно ясно ограничена одним слоем клеток. Я надеюсь, что Купфер при новой проверке вопроса придет к тому же взгляду.

Впячивание начинается односторонним уплощением яйца; в оптическом поперечном разрезе у *Ascidia mammillata* видно, как впячиваются четыре удлинившихся клетки одной стороны яйца, но скоро становятся короче и шире, а боковые делятся (рис. 5 и 6); часом позже можно наблюдать, что пространство, охваченное впячиванием, расширяется несколько в одну сторону и, как это будет указано дальше, вперед (рис. 7).*

* Все рисунки были изготовлены помощью camera lucida, а верх, низ, право и лево даны всегда так, как это изображено на рисунке и как видно под микроскопом.

При наблюдении этой стадии сверху (рис. 8) видно, что отверстие впячивания уже лежит несколько сбоку и сдвинуто назад. Буква *c* обозначает передний, буква *b* задний край отверстия. Начиная с этой стадии, мы уже можем различать два зародышевых листа, каждый из которых состоит из одного ряда клеток: нижний *bac* (рис. 7) и верхний *bdc*. Из нижнего развиваются, как я указывал в моей прежней статье, кишечный канал, мускулы и хорда, из верхнего — кожа и нервная система.

Что касается положения яйца, то оно изображено так, что верхний конец соответствует переднему концу, а отверстие впячивания располагается на спинной стороне. Состоящее из двух слоев клеток полое полушарие растет, так сказать, в двух направлениях: передний конец эмбриона растет вперед; передний край отверстия впячивания (*c* рис. 7, 8 и 9), напротив, растет назад, вследствие чего отверстие впячивания все более и более сужается и сдвигается к заднему концу эмбриона; мы переходим, таким образом, от рис. 8, через стадию рис. 9, которая изображена со спины и в оптическом продольном разрезе, к стадиям рис. 12 и 13, где отверстие впячивания еще существует в виде небольшой дыры, находящейся на спинной стороне заднего конца яйца. На стадии рис. 13 мы видим значительное углубление на спине эмбриона, которое, начинаясь от отверстия впячивания, достигает почти переднего конца, — это первое появление спинной борозды.

На стадиях рис. 9, 12 и 13 уже появляются клетки, из которых, по моему мнению, возникает только хорда, а по мнению Мечникова, — хорда и нервная система. Мы поэтому несколько подробнее опишем их положение и отношение к другим клеткам. При рассмотрении стадии рис. 9 со спины виден на поверхности ряд совершенно однообразных клеток, которые образуют верхний лист (рис. 10, *o*) и тянутся от отверстия впячивания (*eo*) до переднего конца эмбриона (рис. 9 и 10); если установить макроскоп несколько ниже, то можно заметить, что клетки нижнего листа *ch*, которые непосредственно окружают отверстие

впячивания, несколько отличаются от других клеток того же листа; на продольном разрезе (рис. 10) из этих клеток также несколько бросаются в глаза две клетки, лежащие перед отверстием и до известной степени обособленные от других. Мечников называет весь зачаток подковообразным и полагает, что из двух внутренних клеток (рис. 10, *ch*; рис. 14, *ch*) развивается хорда, а клетки, лежащие по сторонам от этих двух клеток, образуют нервные валики. Число этих клеток доходит на стадии рис. 9 до 12, по 6 с каждой стороны от средней линии. На оптическом поперечном разрезе той же стадии (рис. 11) в области отверстия впячивания можно насчитать в нижнем листе 8 клеток, из которых 2 верхние *ch*, *ch* также отличаются по своему виду от других клеток нижнего листа. На рис. 12 я изобразил клетки нижнего листа и 12 клеток зачатка хорды. На следующей стадии (рис. 13), на которой образовалась спинная борозда, эти клетки еще вполне ясно просвечивают сквозь кожу — основание борозды. Открытие этой подковообразной закладки хорды принадлежит Мечникову, только он сделал странную ошибку, приняв, что из этого зачатка происходит также и нервная система.

На этой стадии, как можно видеть, края спинной борозды ясно выступают (рис. 13, *r*), и их задний край теперь поднимается настолько высоко, что он закрывает заднюю половину уже совершенно узкого отверстия впячивания *eo*. Оба несколько приподнятых края *r*, которые ограничивают спинную борозду, я изобразил в моей прежней статье (рис. 16) и назвал их спинными валиками, отношение же их к отверстию впячивания не было мною тогда выяснено. Эти края борозды, или спинные валики, начинают подниматься, и это идет особенно быстро в заднем конце, где задний край борозды в виде складки покрывает отверстие впячивания (рис. 15, 16, 18 и 20) и, расширяясь вперед, образует сзади род слепого мешка, который соединяется с первичной кишечной полостью — полостью впячивания — лишь с помощью ставшего очень маленьким отверстия впячивания. Что же касается замыкания борозды, то не

следует думать, что ее края растут друг к другу, встречаются и сливаются, как это наблюдается у высших позвоночных. Замыкание происходит таким образом, как, например, разрастание складок эмбриональной кожи у зародыша цыпленка, именно растет все более и более вперед собственно только задний край борозды, или задняя складка, само собой разумеется за счет поднимающихся боковых краев борозды, которые своими задними концами переходят в складку. На рис. 13, 15 и 18 ясно представлен этот процесс замыкания спинной борозды.

Во время замыкания спинной борозды отверстия впячивания сверху больше не видно, его остаток можно видеть на оптическом продольном разрезе в виде узкой щели, с помощью которой замыкающаяся нервная трубка соединяется с кишечной полостью (рис. 14 и 16, *ео*). Вместе с замыканием спинной борозды, а на некоторых яйцах несколько раньше идет схождение клеток, образующих хорду, в дискообразный зачаток хорды. Мы оставили клетки, образующие хорду, на рис. 13, где они в числе 12 лежали по обеим сторонам и перед отверстием впячивания; вместе с постепенным замыканием отверстия впячивания клетки, лежащие по обеим его сторонам, сближаются, причем они размножаются и объединяются в правильно овальный диск. Рис. 12, 13, 14, 16 и 19 изображают все переходные стадии. Мы уже выше видели, что эти клетки принадлежат нижнему листу и оптические продольные разрезы рис. 14, 16 и 20 показывают нам, что они все еще лежат под клетками верхнего листа, образующими основание спинной борозды. Этот клеточный диск рассматривался Мечниковым в качестве закладки нервной системы и хорды, а поскольку он лежит в области нижнего листа, Мечников считал, что он наблюдает здесь нечто сходное с тем, что Ратке (Rathke) указывает относительно пиявок, именно относительно расщепления зародышевой полоски эмбрионов пиявок на мускульные и нервные зачатки. Что эти данные неправильны, и что п о д к о в о о б р а з н ы й, как называет Мечников, зачаток хорды и нервной системы образует т о л ь к о хорду и не

имеет ничего общего с нервной системой, доказывают, надеюсь, мои рисунки, где переход этих клеток в хорду был прослежен шаг за шагом.

Теперь мы переходим к стадии, которая образует исходную точку для дальнейшего развития личинки, и так как на ней уже образовались все зачатки органов, то я считаю удобным описать их совершенно точно. Эмбрион этой стадии изображен на рис. 18—22. Сверху (рис. 18) мы видим замкнутую сзади нервную трубку, в которой можно различить два отдела — передний *a*, более широкий, передняя половина которого еще совершенно не замкнута, и задний, более узкий *b*. Стенки трубки состоят из одного клеточного слоя (рис. 20), не считая слоя кожи *c*. Рассматривая того же эмбриона сбоку в оптическом продольном разрезе (рис. 20), мы видим хорду *ch*, далее впереди нее — клетки нижнего листа *dd*, которые несколько отделены от хорды; они выстилают в один ряд переднюю и заднюю части *dd'* эмбриона и непосредственно переходят сзади в нижний слой клеток спинной складки *n*. Просвет между хордой *ch* и лежащими под ней клетками нижнего листа *dd'* сужен до простой щели. Если рассматривать этого эмбриона сверху, только с более низкой установкой микроскопа (рис. 19), то в задней части виден овальный зачаток хорды, состоящий из двух рядов клеток, затем по сторонам его цилиндрические клетки нижнего листа *m* и впереди передняя кишка, образованная одним слоем клеток *dd*. Клетки, лежащие по сторонам хорды, впервые наблюдал Мечников и дал им правильное толкование — мускульные клетки, или клетки мускульного листа. Если мы перевернем эмбрион и будем рассматривать состав его нижнего листа снизу (рис. 21), то мы увидим, что и с этой стороны эмбриона в задней его части уже можно различить два клеточных слоя; клетки *dd*, образующие переднюю часть кишечной полости эмбриона, продолжаются далее назад в два ряда *dd'* и оканчиваются одной клеткой. По обеим сторонам этого двойного ряда клеток лежат клетки *m* среднего листа.

Чтобы получить полное представление о соотношении различных клеточных слоев, мы должны рассмотреть еще один поперечный разрез эмбриона. Рис. 22 изображает поперечный разрез через заднюю часть эмбриона, в области уже замкнутой спинной борозды. Кожа состоит из одного слоя клеток; сверху виден поперечный разрез нервной трубки *n*, ниже лежит хорда *ch*, состоящая на разрезе из трех клеток, под хордой лежат две несколько зернистого вида клетки *dd'*, представляющие продолжение кишечной стенки в этой части эмбриона, т. е. клетки кишечножелезистого листа. С каждой стороны хорды лежат три клетки *m*, или — если микроскоп установить более на задний конец — только две, соответствующие тем, которые на продольных разрезах рис. 19 и 21 мы обозначали как принадлежащие среднему листу; это, следовательно, клетки мускульного, или среднего, листа. Устанавливая микроскоп ближе к переднему концу, мы находим на поперечных разрезах следующие изменения: сначала исчезает хорда, затем нервная трубка, мускульные клетки и, наконец, мы встречаем на поперечном разрезе только спинную борозду и кишечную трубку.

Окинув теперь общим взглядом детально описанную стадию и приложив к отдельным клеточным рядам или слоям, которые предназначены для образования только определенных систем органов, название зародышевых листов, мы убедимся, что в построении эмбриона принимают участие т р и з а р о д ы ш е в ы х л и с т а. В е р х н и й л и с т образует эпителиальный слой, который окружает эмбриона со всех сторон и непосредственно переходит в спинную борозду. Этот лист берет начало непосредственно от уже известного нам первичного верхнего листа, который можно проследить вплоть до рис. 5, 6 и 7 (*bcd*). Последний представляет собой слой бластодермы, состоящей из одного ряда клеток, в которую впятилась противоположная сторона. Что касается внутренних частей эмбриона, то они состоят из к и ш е ч н о ж е л е з и с т о г о л и с т а *dd*, *dd'*,[31] образующего в передней части переднюю

кишку и двуслойный ряд клеток, продолжающийся назад до заднего конца эмбриона. Над рядом клеток кишечножелезистого листа лежит в задней половине эмбриона хорда, а по ее сторонам и по сторонам кишечножелезистого листа лежат клетки среднего, или мускульного, листа (рис. 19, 21 и 22, *m*). Что касается происхождения мускульного листа, то просмотр рис. 11, 12, 19 и 22 и их объяснение и описание показывают, что клетки, составляющие его, берут начало от клеток *m* рис. 19, что поэтому собственно они являются клетками нижнего листа, только лежащими в задней части эмбриона сбоку и что, следовательно, средний лист непосредственно происходит из клеток первичного нижнего листа (рис. 6 и 7, *bac*). Мы находим, таким образом, у только что рассмотренного эмбриона (рис. 18) все те зародышевые листы, которые принимают для позвоночных животных, и в точно соответственном положении.[2]

После этого разбора общих зачатков эмбриона я перехожу теперь к описанию отдельных систем органов до образования плавающей личинки. В качестве исходной точки нам будет служить только что описанная стадия. Сначала мы упомянем общие изменения формы, далее займемся образованием кожи и ее придатков, нервной системы, хорды, мускульной системы и кишечного канала вместе с закладкой органов дыхания. Однако, прежде чем перейти к описанию отдельных систем, я хочу еще сказать несколько слов о прежних данных по уже описанным стадиям.

Что касается моих собственных прежних данных, то главным недостатком их было то, что я проглядел остаток отверстия впячивания в заднем конце спинной борозды; в остальном я описал образование борозды почти таким же образом, как описываю и сейчас; Купфер (стр. 19) следующим образом говорит о моем описании борозды: «Разбирая его рисунки 13, 14 и 18, я вижу, что тот конец борозды, который обращен в сторону прежнего отверстия кишечного канала, становится задним, т. е. обращен в сторону будущего хвоста». Это в действительности так и есть, как показывают мои новые наблюдения. Купфер не согласен

с этими данными, ибо он защищает то мнение, что отверстие впячивания лежит на переднем конце эмбриона, там, где позже возникают прикрепительные сосочки (стр. 55), чего я не могу допустить; впрочем собственные данные Купфера (стр. 19) как относительно образования спинной борозды, так и о последующей судьбе отверстия впячивания весьма неопределенны. Он думает, что нервная система возникает в качестве плотного тяжа (рис. 12) под бороздой и, следовательно, только в том отношении отклоняется от Мечникова, что он производит клетки нервного зачатка от верхнего листа. Мечников также пишет, что они лежат под бороздой, однако производит их из нижнего листа. Спинная борозда рассматривается обоими авторами не как настоящая закладка нервной системы, с чем я никоим образом не могу согласиться, ибо я вывожу всю центральную нервную систему непосредственно из эпителия спинной борозды, замыкающегося в трубку. Рис. 13, 15 и 18 и их продольные и поперечные разрезы (рис. 14, 17, 20 и 22) точно зарисованы, клетка за клеткой, при помощи camera lucida. У меня нет ни малейших сомнений в полной точности этих рисунков. Столь отклоняющиеся данные Мечникова относительно образования нервной системы я уже частично разобрал выше. Он производит нервную систему из клеток нижнего листа, лежащих под спинной бороздой, из которых, по моим наблюдениям, возникает хорда. На спинную борозду он, повидимому, вовсе не обратил внимания, ибо он сравнивает ее с брюшным желобком эмбрионов *Arthropoda* и *Hirudinei*,* который, как известно, никогда не замыкается и не играет важной роли в образовании какого-либо органа. Я не могу также согласиться с этим исследователем, когда он говорит: «Так как я никогда не наблюдал исчезновения отвер-

* Стр. 23 статьи Купфера. Так как у меня нет сейчас под руками сообщения Мечникова, то я ссылаюсь на цитату, которую дает на нее Купфер, и на то, что из нее помню или что отметил.

стия впячивания и так как точно на том же месте появляется ротовое отверстие, то мне кажется весьма вероятным, что это последнее отверстие непосредственно возникает из отверстия, возникшего сперва благодаря впячиванию». Выше, при описании образования и замыкания спинной борозды, я уже указал на то, что отверстие впячивания окружено медуллярными валиками (задними краями спинной борозды), что оно лежит в заднем конце спинной борозды, следовательно в самом заднем конце тела (рис. 14, 17, 20, *ео*), и что оно полностью исчезает. Это отверстие не может, следовательно, лежать точно на том же месте, где позже возникает ротовое отверстие.[33]

Внешняя форма. Эмбрион, служащий нам исходной точкой (рис. 18), имеет овальную форму и несколько суживается кзади. Как показывают рис. 23, 25, 29 и 34, в процессе дальнейшего развития и роста происходит его изгибание вниз. Все более вырастающая и при этом равномерно утончающаяся часть является хвостом развивающейся личинки. Он растет в качестве простого удлинения заднего конца, все время в продольном направлении эмбриона, следовательно, совершенно таким же образом, в том же направлении, как растущий хвост позвоночных животных, при этом он, само собой разумеется, изгибается вниз и у *A. mammillata* охватывает почти кольцеобразно все тело по продольной линии. Первоначально хвост мало обособлен от собственно туловища (рис. 23, 25); но так как он становится значительно длиннее и изгибается под весьма острым углом относительно туловища личинки (рис. 29, 34), то эта часть личинки, или ее кожа, приобретает изгиб, образуя род складки, которая продолжается до уровня хорды. Что касается вырастания хвоста личинки, то все прежние исследователи, а также и последний, Купфер, говорили, что он вырастает под некоторым углом к телу личинки и к тому же лежит по отношению к нему сбоку. Основание этого ошибочного взгляда лежит просто в том, что положение эмбриона на ранних стадиях не было точно определено и вело к различным

взглядам на отношения между хвостом и туловищем личинки, взглядам, которые после выяснения всего процесса теперь уже вряд ли нуждаются в обсуждении. Само тело личинки после вырастания хвоста почти кругло (рис. 25) и далее, во время образования органов чувств, сохраняет несколько удлиненную, сверху почти четырехугольную, суженную назад форму (рис. 27, 28), а при дальнейшем развитии оно становится все длиннее и длиннее, пока не получает удлиненно-овальную форму развитой личинки. При вылуплении из яйца туловище еще несколько скрючено и прямым оно становится только постепенно. Уже на ранних стадиях кожа на переднем конце личинки утолщается и после вылупления утолщения вырастают в известные прикрепительные сосочки.

К о ж а. В течение всего развития эпидермис состоит только из одного простого клеточного слоя; вначале цилиндрические клетки становятся постепенно более плоскими и тонкими; при этом в их содержимом возникают сильно преломляющие свет тельца, которые заполняют всю клетку (рис. 36, *ff*). Особых органов, кроме кожных сосочков, я не наблюдал. Прикрепительные сосочки я считаю железами, выделяющими клейкое вещество, которое служит для прикрепления личинки. Секрет, выступающий на переднем конце прикрепительных сосочков, создает такое впечатление, как будто сосочки являются присосками, как указал Крон (Krohn).

Н е р в н а я с и с т е м а. Мы уже говорили выше относительно первого появления спинной борозды и ее замыкания. Замыкающаяся нервная трубка состоит из двух довольно ясно отграниченных частей (рис. 18): п е р е д н е й *a*, более широкой, которая лежит в передней, более широкой части тела, и з а д н е й *b*, несколько более узкой. Как передний, так и задний концы трубки не доходят на этой стадии до конца тела; задний конец нервной трубки продолжается до заднего конца лежащей под ним хорды; граница переднего конца не ясно выражена, однако она не достигает края тела. Этим сравнительно незначительным протяжением нервной борозды

асцидии весьма отличаются от более высоко стоящих позвоночных и приближаются к *Amphioxus*, у которого наблюдается очень сходное образование и протяжение спинной борозды. Связь полости уже замкнувшейся сзади нервной трубки с лежащей под нею полостью кишки не заключает теперь ничего странного, так как я описал эту связь у многих позвоночных животных, именно у *Amphioxus*,* у *Plagiostomi*,** у *Acipenseridae*,*** у аксолотля,**** а по моим еще не напечатанным наблюдениям, — у костистых рыб; ***** утолщенные края кожи зародыша — зародышевые валики (Купфер), — которые окружают желточное отверстие, или рускониево анальное отверстие, также переходят в медуллярные валики.

---

* Согласно моим новым, опубликованным в «Записках Киевского общества естествоиспытателей» исследованиям (т. I, тетр. III, стр. 305, табл. XIV), оказалось, что отверстие впячивания у эмбрионов *Amphioxus* не переходит в анус, как считалось прежде, но переходит на спину и обрастает спинной бороздой, или, другими словами: края отверстия впячивания, или рускониева анального отверстия, являются задними концами спинной борозды. В той же статье я показал далее, что средний лист у *Amphioxus* образуется из нижнего, следовательно полость дробления *Amphioxus* не переходит в полость тела.

** «К истории развития акул по наблюдениям над *Mustelus laevis* и *Acanthias vulgaris*». Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. I, стр. 163, табл. VII, рис. 17, 18.

*** Die Entwickelung der Störe, bearbeitet von A. Kowalevsky, Owsjannikow und N. Wagner. Bull. de l'Acad. imp. d. Sci. de St. Petersb., т. VIII, 1869, p. 176.

**** По наблюдениям Н. Бобрецкого, любезно мне сообщенным.

***** По моим наблюдениям над костистыми рыбами зародышевые валики состоят из двух листов — верхнего и нижнего, которые по краям переходят друг в друга. Из верхнего развивается кожа и нервная система, из нижнего — кишечножелезистый и средний лист. Просвет очень поздно замыкающегося кишечного канала переходит в просвет нервной трубки. После образования anus тот участок кишечного канала, который лежит между anus и задним концом хвоста, редуцируется путем жирового перерождения. Эти наблюдения были сделаны на яйцах *Platessa passer*, *Lota vulgaris* и яйцах других рыб, которые я ловил на поверхности моря мюллеровской сеткой.

Во время изменений нервной трубки, наступающих при вырастании хвоста, начинается уменьшение щели *r*, которая при этом доходит до самого переднего конца эмбриона и становится весьма малой (рис. 23, 24). Это отверстие упоминалось мною уже в прежней статье о том же предмете и особенно подчеркивалось, так как я его сравнивал со сходным отверстием у эмбриона *Amphioxus*, где оно также очень долго сохраняется. На дальнейших стадиях (рис. 25) и это отверстие вполне замыкается, от него не остается на поверхности ни следа и в то же время нервная трубка отшнуровывается по всей своей длине от эпидермиса.

Задний конец нервной трубки при своем росте следует совершенно за вырастающим хвостом: конец трубки и конец хвоста остаются на том же расстоянии друг от друга до окончательного развития последнего. В соответствии с утончением хвоста все время утончается и нервная трубка, занимая спинную сторону хвоста. В этом вырастании нервной трубки принимает особое участие ее задняя часть (*b* рис. 18). Вследствие этого неравномерного роста задней половины (*b* рис. 24) нервной трубки она распадается в свою очередь на две части — более толстую переднюю *b* и более узкую заднюю *b'*, и теперь вся нервная трубка состоит из трех частей — пузырей, которые уже являются окончательными образованиями: передний конец, или мозговой пузырь, чувствующий пузырь, или первый пузырь; затем второй пузырь, или туловищный пузырь, который значительно меньше, всегда лежит над хордой и у развитой личинки на заднем конце туловища, и, наконец, третья часть, хвостовая часть нервной системы, или спинной мозг личинки. Между двумя передними нервными пузырями имеется еще суженная часть * (рис. 33).

---

* Состав эмбриональной нервной системы из трех пузырей особенно выражен у сальп. Nachr. d. Kön. Gesellsch. der Wissensch. in Göttingen. 1868, № 18, S. 410.

О гистологическом строении нервной системы на ранних стадиях можно получить прекрасное представление, ибо это трубка, состоящая везде из совершенно правильных, довольно больших клеток. Клетки в передней части особенно велики и имеют правильную цилиндрическую форму, однако кзади, именно в хвостовой части, они вскоре становятся совершенно плоскими. Эти клетки, однако, у личинок с уже значительно выросшим хвостом образуют трубку и ограничивают просвет, в чем можно убедиться на оптическом поперечном разрезе хвоста. У развитой личинки клетки располагаются в двух передних пузырях центральной нервной системы в два и более слоя, становятся округлыми и теряют свои прежние резкие границы; нервных нитей я не смог найти.

Теперь нам остается еще подробнее описать развитие мозга, или чувствующего пузыря, начиная со стадии рис. 25. Мы уже говорили, что переднее отверстие — остаток спинной борозды — полностью замыкается и, следовательно, нервная трубка отделяется от верхнего листа. Сейчас же вслед за замыканием весь мозговой пузырь становится овальным (рис. 27), спереди и сзади несколько вытянутым, причем стенки его состоят из ряда равномерных цилиндрических клеток (рис. 27).

Вскоре после замыкания последних остатков спинной борозды начинается образование органов чувств. Именно, если рассматривать эмбриона со спинной стороны, то видно (рис. 28), что правая стенка чувствующего пузыря слегка перешнурована по середине и в то же время клетки задней части несколько отодвинуты назад. Немного позже в передней части правой половины, в ее верхней стенке, видно появление черного зернистого пигмента в несколько увеличенной и более резко ограниченной клетке (рис. 30, *ot*). При исследовании этого эмбриона сбоку (рис. 29) видно, что пигмент действительно скапливается в одной клетке *ol* верхней стенки и именно в том конце, который обращен в сторону полости чувствующего пузыря; далее, на том же рисунке видно, что задняя верхняя часть мозгового пузыря стала много тоньше, что клетки, ее составляющие,

значительно сдвинулись со спинной стороны на правую сторону; и в действительности, если рассматривать этого эмбриона со спинной стороны через четверть часа, можно заметить, что задняя правая половина чувствующего пузырька выросла, так сказать, вроде горба (рис. 31), клетки которого теперь стали весьма отчетливыми, всегда цилиндрическими, но гораздо более узкими. Пигментированная передняя клетка тем временем сдвинулась со спинной стороны и лежит теперь на правой стенке пузыря. На стадии рис. 29, 30, *o*, *kl*, начинается образование ротового отверстия и клоаки, о которых мы здесь лишь упоминаем, чтобы сделать понятными рисунки. Далее, передняя пигментная клетка сдвигается на правую сторону пузыря, и в основании клеток задней отграниченной части пузыря возникают очень мелкие пигментные зерна (рис. 31). Вместе с этими изменениями строения правой стенки чувствующего пузыря также и задняя часть его левой стороны (рис. 31) вскоре весьма значительно утолщается.

Передняя пигментированная клетка, которую мы предположительно считали слуховым аппаратом, сдвигается с правой стороны пузыря вниз, так что она попадает на дно пузыря, как нам показывает рис. 32. На рис. 34 мы видим, что этот орган уже вполне образовался; его пигмент, который появляется первоначально в виде очень мелких точек (рис. 30), а позднее превращается в черные, резко очерченные шарики (рис. 33), теперь слился и образует крышечку в виде шапочки на светлом стержне. Весь орган образуется только из одной клетки, и во время появления пигмента и даже сдвигания клетки на боковую стенку пузыря можно еще наблюдать ядро клетки; позже оно полностью исчезает, и все тело клетки становится сильно преломляющим свет. Купфер говорит, что тело ее овально; я скорее назвал бы его коническим с закругленными краями основания и прикрепленным к стенке острым концом. Второй орган, или глаз, который мы покинули на рис. 30, все более отделяется от пузыря и имеет теперь вид валика (рис. 31), нижнее основание которого, несколько углуб-

ленное и открывающееся в полость мозгового пузыря, уже сильно пигментировано; при рассматривании сбоку виден задний четкий контур этого органа, который с этой стороны целиком закрывает нервную систему. На несколько более поздней стадии зачаток глаза вытягивается в длину, и мы получаем рис. 34, который приводился мною в моей прежней статье. Я только тогда сделал ошибку, приняв резкую заднюю границу глаза за задний конец всей нервной системы; при установке микроскопа несколько ниже, видно под глазом продолжение нервной трубки в туловищный ганглий. Глаз состоит все еще из весьма ясных цилиндрических клеток, внутренние края которых сильно пигментированы. До сих пор нельзя наблюдать ни следа хрусталика.

Чтобы закончить наше описание чувствующего пузыря, мы должны еще сказать относительно отверстия чувствующего пузыря в кишку или жаберную полость личинки. Мы уже видели на рис. 29, что передний конец мозгового пузыря продолжается вперед и что клетки кожи, лежащие над его продолжением, впячиваются здесь. Перед впячиванием кожи известное количество дисковидно расположенных клеток кожи отличается от остальных тем, что в них появляются определенные мелкие пузырьки; затем центральная часть диска несколько впячивается и встречается с передним продолжением чувствующего пузыря, клеточные слои диска и мозгового пузыря сливаются, и чувствующий пузырь непосредственно открывается наружу. Однако сейчас же вслед за этим значительно вытянувшаяся вверх передняя кишка встречает почти в том же месте впячивание кожи и сливается с ним. Так как отверстие впяченной части становится ртом, то отверстие мозгового пузыря оказывается лежащим несколько глубже и превращается в известный мерцательный диск, от которого начинается также мерцательный брюшной желобок. Купфер уже видел это отверстие и упоминает о нем на стр. 40 своей статьи, но не проследил его возникновения.

Личинка, которую мы изобразили на рис. 34, уже двигается

в яйцевых оболочках и вскоре прободает их, затем некоторое время лежит на дне сосуда, производя лишь судорожные движения. К этому времени хорда вполне развивается и возникает хрусталик. Мне не удалось проследить его развития и я могу высказать лишь предположение, что хрусталик возникает из трех клеток, которые образуются по вдающимся внутрь краям зачатка глаза и смещаются на пигментное скопление или разрастаются на нем. Неоднократно мне казалось, что я непосредственно наблюдал это образование, однако ясного представления обо всем процессе я не смог получить. Что это действительно истинные эпителиальные клетки мозгового пузыря, которые превращаются в различные слои хрусталика, я заключаю также из уродств хрусталика, при которых клетки его были сильно удалены от пигмента и находились в ряду других эпителиальных клеток.

Резюмируем теперь данное нами описание нервной системы взрослой личинки. Она состоит из переднего, сильно развитого чувствующего пузыря (рис. 38), который лежит прямо на спине и только слегка сдвинут вправо; этот пузырь спереди сообщается с ротовой полостью, а сзади переходит в спинной мозг. Сейчас же за мозговым пузырем наблюдается суженная часть, позади которой нервная трубка расширяется в туловищную часть, или ганглий. Эта часть уже на всем своем протяжении лежит на хорде, под которой находится пищевод, а несколько далее назад — кишечная петля. Внутри наблюдается весьма тонкий центральный канал; стенки, окружающие его, состоят из округлых клеток, расположенных в два или три слоя; от этого ганглия как будто бы отходят в стороны несколько нитей. Ганглий лежит слегка косо, направляясь с правой стороны на левую и сзади продолжается в нервную трубку хвоста, стенки которой составлены из ряда плоских клеток. Нервная трубка тянется по спинной стороне хорды, почти до ее нижнего конца. Она лежит в чем-то вроде желобка, дно которого образовано оболочкой хорды, а края мускульными клетками, возвышающимися над хордой (рис. 36, 38).

М у с к у л ь н а я с и с т е м а. Первое появление мускульных клеток мы наблюдаем в виде клеток *m* (рис. 19 и 22), берущих начало от нижнего листа, лежащих с каждой стороны вдоль хорды и соприкасающихся внизу с кишечно-железистым листом, сверху с нервной трубкой (рис. 22). Клетки мускульного листа продолжаются вперед за хорду (рис. 24 и 25) и здесь лежат по сторонам передней кишки (рис. 25, 27, 28 и 30). Эти клетки — первоначально пяти- или шестиугольные и лежат по две в заднем конце развитого хвоста (рис. 23 и 25), а далее впереди — по три с каждой стороны хвоста, в туловище — по четыре, по пяти; когда же хвост начинает значительно разрастаться, эти клетки становятся все длиннее и длиннее, но, повидимому, больше не размножаются; они лежат по три с каждой стороны хвоста, где они покрывают также боковые части клеток кишечножелезистого листа и нервной трубки. К тому времени, когда между клетками хорды начинает выделяться вещество хорды, мускульные клетки начинают сокращаться и в них заметна слабая продольная полосатость, которая становится все яснее; после освобождения личинки из оболочек начинают появляться и поперечные полосы (рис. 36), которые, не прерываясь, продолжаются через все три клетки. Самые передние мускульные клетки хвоста прикрепляются к хорде несколько впереди ее переднего конца (рис. 38). Так как мускулы хвоста лежат лишь по бокам хорды, они в состоянии двигать хвост только в ту и другую сторону, движения же в вертикальном направлении не могут ими производиться. Таковы изменения, которые проходят клетки среднего листа, лежащие по сторонам хорды в хвосте; что же касается тех клеток среднего листа, которые покрывают в туловище задние боковые части передней кишки, то они превращаются в мускулы, ибо в туловище личинок асцидий нет мускулов. Эти клетки, которые первоначально (рис. 29) тесно прилегают друг к другу и имеют форму шестиугольных клеток мостовидного эпителия, на стадии рис. 32 начинают мало-помалу округляться,

обособляются друг от друга и в них появляются большие светлые пузыри. Эти клетки сначала заполняют задний конец туловища, позже они передвигаются по сторонам кишки до переднего конца личинки, и, как мы увидим позже, клетки эти образуют кровяные тельца. Я должен здесь только заметить, что у личинки *Doliolum* также наблюдаются подобные боковые тяжи мускульного листа, однако из них развиваются кольцевые мускулы; у асцидий эти клетки выступают только в качестве эмбрионального зачатка мускулов, но никогда не превращаются в мускульные клетки.

Так как мы теперь начали говорить о будущих кровяных тельцах, может быть, будет также уместным упомянуть здесь о клетках кишечножелезистого листа, лежащих в хвосте. ибо их судьба та же, именно: как только личинка начинает делать подергивающиеся движения (рис. 34), можно заметить, что с клетками кишечножелезистого листа, лежащими в хвосте, происходит то же, что мы уже говорили о клетках среднего листа, лежащих в туловище; именно, они обособляются, становятся округлыми, в них появляются светлые пузырьки, и в течение окончательного развития хорды, как только личинка начинает свободно плавать, они, одна за другой, вытесняются из хвоста и попадают в заднюю часть туловища, где они и скапливаются (рис. 35, m'). При слабом надавливании на личинку эти клетки можно вновь вдавить в хвост, откуда при прекращении давления они возвращаются в туловище. Таким образом, клетки кишечножелезистого и среднего листов, которые у асцидий не развиваются в какой-либо орган, превращаются в кровяные тельца; они не играют у простой асцидии важной роли, но являются эмбриональными зачатками, которые, возможно, будут иметь значение при объяснении родственных отношений между органами различных представителей *Tunicata*.

Хорда. Из области среднего листа остается сказать еще несколько слов относительно образования хорды. О первом зачатке хорды мы уже говорили; на последней описанной нами

стадии (рис. 19) зачаток хорды состоял из двух рядов клеток, имеющих вид овального диска; при вырастании хвоста, клетки начинают смещаться одни относительно других (рис. 23 и даже 20, сбоку) до тех пор, пока из двух рядов клеток не возникает один простой ряд; но теперь клетки становятся очень короткими и широкими (рис. 25). Далее, при удалении хвоста клетки вытягиваются в длину, причем они соответственно теряют в ширине (рис. 29). Таким образом возникает ряд почти кубических клеток, между которыми уже известным способом образуется вещество хорды. Что касается самих клеток, то они лежат в хорде только в один ряд. Если я не ошибаюсь, Мечников указывал на то, что ядра в клетках хорды исчезают во время образования вещества хорды; я не могу этого подтвердить; я нахожу, что, напротив, они сохраняются и в конечном счете образуют оболочку хорды. Так, я описал и в моей прежней статье возникновение оболочки хорды, что было также подтверждено Купфером; Гегенбаур (Gegenbaur) * же приписывает мне совершенно другой взгляд на образование оболочки хорды, именно он говорит: «Зачаток хорды происходит из простого ряда клеток, который окружен соединительнотканной оболочкой»; после слов «соединительнотканной» поставлен вопросительный знак; но так как я никогда не описывал подобного развития оболочки хорды, я считаю нужным исправить здесь эту ошибку. Что вещество хорды вовсе не жидкость, а студенистое вещество, в пользу этого Купфер привел прекрасное доказательство. Я указывал на то же и на табл. IV изобразил хорду, разорванную на куски. В качестве доказательства того, что хорда — жидкость, а не особое вещество, Мечников приводит то, что на действие уксусной кислоты она отвечает, так же как и жидкость в мозговом пузыре, или чувствующем пузыре, т. е. что она не изменяется. В действительности же это не доказательство; Мечников мог бы видеть на том же препарате, что вещество мантии также совершенно

* Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2 Aufl., S. 175.

не изменяется от влияния уксусной кислоты, однако, исходя из этого, он не стал бы ее считать за жидкость.

Так как сейчас едва ли кто будет сомневаться в том, что хорда асцидий не только аналогична, но и гомологична хорде позвоночных, я считаю подходящим указать здесь на сходные образования у других беспозвоночных. В моей работе «Beiträge zur Entwicklung der Würmer und Arthropoden»* при описании эмбрионального развития *Euaxes* и дождевого червя я показал, что вся нервная система этих червей возникает из верхнего листа из особых медуллярных валиков, далее, что неврилемма происходит из среднего листа и что большие гигантские трубчатые волокна (Клапаред — Claparède),** которые лежат кнаружи от внутренней неврилеммы, также берут начало от среднего листа. По их происхождению, их положению (между нервным тяжом и кишкой) и собственно по их виду и строению их, может быть, всего скорее следует сравнивать с хордой, что я уже и высказывал. Несомненно, было бы исключительно важно проследить шаг за шагом их развитие, что мне не удалось. Во всяком случае то, что мы знаем относительно этих волокон, особенно по описанию Клапареда, и их происхождение из среднего листа весьма благоприятствуют сравнению их с хордой. Клапаред различает центральное светлое вещество, или жидкость, и оболочку. Если Клапаред еще сомневается, не следует ли эти волокна рассматривать как нервные волокна, то их развитие из среднего листа является настолько важным доказательством против их нервной природы, что я никак не могу рассматривать их как нервные волокна.

Кишечный канал, клоака и жаберный мешок. Кишечножелезистый лист образует на стадии рис. 21 замкнутый на переднем конце мешок, задний конец которого продолжается в тяж, состоящий из двух рядов клеток,

* Mém. de l'Acad. d. St. Petersb., 1870.

** E. Claparède. Histologische Untersuch. über d. Regenwurm. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, S. 588—591.

лежащих под хордой. На последующих стадиях зачаток кишки изменяется весьма незначительно, только передний и задний верхние концы передней кишки слегка направлены вверх (рис. 25); далее, на стадии рис. 29 передний конец сдвигается несколько больше вверх, причем он растет, огибая переднюю часть мозгового пузыря; здесь он встречается с уже описанным ротовым впячиванием и сливается с ним (рис. 32). Таким путем возникает совершенно новое отверстие, которое не имеет ничего общего с отверстием впячивания; при этом как в коже эмбриона, так и в стенках кишечника образуются новые отверстия, которые ранее не существовали и которые не находятся ни в какой связи с отверстием впячивания. Как на этой, так и на всех других стадиях, описываемых мною в дальнейшем, зачаток кишки состоит исключительно из одного слоя клеток, что ясно показывают рисунки.

Уже на более ранних стадиях, во время направленного несколько вверх роста заднего конца передней кишки, только его нижние клетки остаются в связи с лежащими в хвосте клетками кишечножелезистого листа. На рис. 29 мы видим, что задний конец передней кишки уже значительно вырос вверх, где он проникает также между началом хорды и чувствующим пузырем. Связь клеток кишечножелезистого листа *dd'*, лежащих в хвосте, с передней кишкой все еще видна, оба ряда клеток доходят до кишки в области *a* рис. 29. На следующих рисунках эта связь вполне исчезает, и клетки кишечножелезистого листа, лежащие в хвосте, претерпевают то изменение, которое мы уже описали выше и которое заключается в их обособлении, округлении и превращении в будущие кровяные тельца. Хотя, следовательно, лежащая в хвосте часть кишечножелезистого листа не играет никакой роли в построении эмбриона простой асцидии, я хочу здесь упомянуть, что она находится в связи с той частью передней кишки, где лежит задний конец эндостиля, следовательно совершенно в том же месте, где у сальп и пиросом кишка делает впячивание для образования кишки растущей почки.

При рассматривании этой личинки сверху видно, что задняя направленная вверх часть кишки довольно равномерно лежит по обеим сторонам тела личинки (рис. 32 и 33). Из передней части первичного зачатка кишки развивается теперь жаберный мешок, из направленного вверх и назад выступа (рис. 32, 34, *d*) — собственно кишка, т. е. пищевод, желудок и кишка. Обращая внимание на выступ *d*, мы видим, что при дальнейшем развитии он изгибается вниз и вправо (рис. 34 и 35), часть *oe* становится пищеводом, часть *m* желудком; от желудка влево, тесно прилегая к нижней стенке тела, растет еще новый выступ, который направлен на левую сторону хорды и здесь, загибаясь вверх, оказывается вблизи левого клоакального впячивания. В течение этого времени образуется также и эндостиль (рис. 35, *en*), который тянется вдоль всего протяжения жаберного мешка в виде двойного утолщения нижней стенки кишки или двух утолщенных и переходящих друг в друга на переднем и заднем концах пластинок.

Резюмируем сказанное нами. Кишечный канал развитой личинки (рис. 34 и 35) состоит из следующих частей: рот *o*, лежащий на спине и от которого ведет узкий ход в жаберный мешок — ротовую полость; в жаберном мешке можно различить эндостиль; из верхней средней части жаберного мешка в области, находящейся непосредственно под задним концом чувствующего пузыря, появляется пищевод *oe*, который идет вправо и открывается в желудок (рис. 35, *m*); от последнего отходит влево короткая и толстая кишка (*d'*), которая вблизи зачатка клоаки кончается слепо. Стенки всего кишечного канала, как и эндостиля, состоят из ряда цилиндрических клеток.

Нам остается еще проследить образование клоаки и жаберных щелей, которые возникают уже в течение личиночной жизни. При описании мозгового пузыря мы ранее обращали внимание на то, что позади него, по обеим сторонам более узкой части нервной системы, которая связывает мозговой пузырь с туловищным ганглием, образуются два дискообразных впячивания кожи. Образование этих двух кожных впячиваний

идет совершенно тем же путем, что и образование ротового отверстия, именно с одной стороны можно заметить, что дискообразно расположенные клетки приобретают несколько зернистый вид (рис. 30, *kl*) и затем центр диска начинает впячиваться; рис. 31 и 32, *kl*, изображают различные стадии этих впячиваний у личинок, вылупляющихся из яйца; они имеют форму, представленную на рис. 34, и их основание сходится с поднятой, или, точнее, впяченной частью передней кишки.

Оба эти кожных впячивания были названы Мечниковым клоакальными пузырьками. Мечников не проследил, однако, их возникновения. Купферу оба клоакальные впячивания остались неизвестными; он говорит лишь об анусе, который рисует на том же месте, на котором он был нарисован в моей прежней статье, но он подробно описывает это образование как впячивание кожи, т. е. таким же образом, как и возникновение ротового отверстия; он указывает, однако, что образуется только один такой диск, как он его называет; в действительности же их возникает два, не считая ротового отверстия. У *A. mammillata* клоакальное впячивание не тотчас же сливается с задней кишкой, как указывает Купфер для *A. canina*. Но я наблюдал, что долгое время после возникновения жаберных щелей задняя кишка оканчивается слепо (рис. 38), хотя конец тесно прижат к стенке клоаки.

Нам остается теперь еще объяснить, какое участие принимают впячивания в образовании жаберных щелей; для этого мы должны, однако, вернуться к стадии, изображенной на рис. 34. На этой стадии можно наблюдать, что верхняя часть передней кишки поднимается по обеим сторонам в виде двух складок, которые вскоре становятся столь крупными, что закрывают с боков часть мозгового пузыря, и их задний конец (рис. 34) с каждой стороны тесно прилегает к клоаке, возникшей путем впячивания. После вылупления личинки задний конец этой складки сливается с впятившейся частью клоаки (рис. 38), и несколько позже из складки вырастает второй слепой вырост, который также сливается с основанием впячивания.

Удлиненные щели *ks* (рис. 37 и 38) представляют, следовательно, теперь две жаберные щели, которые достигают своего полного развития только после метаморфоза. Это те две первых жаберных щели, которые находят все исследователи у молодых асцидий. Пространство (рис. 37, 38, *bb*) между обеими жаберными щелями представляет канал, по которому после начала кровообращения кровяные тельца проходят между жаберными щелями.

Что касается положения анального отверстия, то у личинок асцидий оно сдвинуто на сторону, напротив, у простейших *Tunicata*, у аппендикулярий, оно лежит совершенно внизу под прикреплением хорды, а по обеим его сторонам открываются обе жаберные щели или клоакальные отверстия.

Обычно указывается, что развитие сердца начинается впервые у асцидий,[34] но это не так: уже у вылупившейся из яйца личинки можно совершенно ясно наблюдать зачаток сердца в форме удлиненного замкнутого пузырька на правой стороне эндостиля (рис. 35, *h*). Дальнейшее развитие идет после прикрепления личинки.

Прежде чем оставить описание личинки и перейти к образованию асцидий, я хочу еще сказать несколько слов относительно происхождения полости тела личинки. Сравнивая рисунки от начала впячивания нижнего листа (рис. 5 и 6) до развитой личинки (рис. 35), мы находим всюду резкую границу, отделяющую кожу от органов, лежащих под ней. На рис. 5 эта граница представляет остаток полости дробления, постепенно сжимающейся до простой щели между верхним и нижним листами; в этой щели располагаются кровяные тельца, происходящие из клеток среднего листа, и уже у развитой личинки они проникают между стенками кишки и кожей вплоть до переднего конца. Так как позже щель, или пространство, где лежат эти клетки — кровяные тельца, становится дефинитивной полостью тела асцидий и так как на рисунках легко проследить в обратном направлении ее происхождение из полости дробления, можно считать доказанным, что у асцидий

полость тела происходит из полости дробления. У высших позвоночных путем расщепления среднего или мускульного листа возникает совершенно новая полость, которая становится дефинитивной полостью тела, и вытесняет остаток полости дробления.

PS. Когда я собирался отсылать эту статью, я получил письмо от Мечникова из S. Waast от 24 июня, в котором он сообщает мне, что после новых исследований развития асцидий он присоединяется в двух основных пунктах к моему взгляду, именно: что из подковообразного зачатка возникает хорда, первоначально образованная двумя рядами клеток, и что нервная система происходит из верхнего листа. Таким образом мои и Мечникова исследования совпадают в главных пунктах.

Неаполь, 2 июля 1870 г.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. Молодой фолликул яичника: *a* — клетки фолликулярного эпителия; *b* — еще совершенно прозрачное содержимое яйца; *c* — ядро, или зародышевый пузырек; *d* — ядрышко, или зародышевое пятно. Увел. 550.

Рис. 2. *e* — эпителиальные клетки фолликула, входящие в желток; *b* — в желтке появляются уже жировые зернышки. Увел. 550.

Рис. 3. *e* — клетки фолликулярного эпителия, проникшие в желток, значительно размножились и образуют тесно связанный слой вокруг желтка. Увел. 550.

Рис. 4. *e* — Testazellen, окружающие теперь желток в виде зеленовато или желтоокрашенного цилиндрического эпителия; *a* — наружные клетки фолликулярного эпителия; *b* — их ядра. Увел. 550.

Рис. 5. Одна сторона раздробившегося яйца или однослойной бластодермы впячивается в другую: *fh* — полость дробления. Увел. 290.

Рис. 6. Одна сторона бластодермы впятилась в другую: *bac* — нижний зародышевый лист; *bdc* — наружный зародышевый лист. Увел. 290.

Рис. 7. Оптический продольный разрез того же яйца; *fh* — остаток полости дробления. Увел. 290/1.

Рис. 8. Несколько более развитое яйцо со спинной стороны: *eo* — отверстие впячивания, которое уже несколько сдвинуто назад; *c* — его передний, *b* — его задний края. Увел. 290.

Рис. 9. Еще более развитое яйцо: *eo* — отверстие впячивания; *ch* — клетки зачатка хорды, которые принадлежат нижнему листу; *o* — верхний листок. Увел. 290.

Рис. 10. Оптический продольный разрез того же яйца: *ch* — две клетки зачатка хорды, которые лежат перед отверстием впячивания. Увел. 290.

Рис. 11. Оптический поперечный разрез через задний конец того же эмбриона: *eo* — отверстие впячивания; *ch* — клетки зачатка хорды, лежащие по его сторонам; *u* — нижний лист; *o* — верхний лист. Увел. 290.

ТАБЛИЦА II

Рис. 12. Уже значительно удлиненный эмбрион: *eo* — отверстие впячивания; *dd* — клетки кишечножелезистого листа; *ch* — клетки зачатка хорды. Увел. 290.

Рис. 13. *eo* — отверстие впячивания; *r* — края спинной борозды; задний край спинной борозды покрывает часть ставшего уже весьма малым отверстия впячивания; *ch* — просвечивающие клетки хорды. Увел. 290.

Рис. 14. Тот же эмбрион в оптическом поперечном разрезе: *eo* — отверстие впячивания; *ch* — две внутренние клетки зачатка хорды; *dd* — кишечножелезистый лист. Увел. 290.

Рис. 15. Несколько более развитой зародыш, спинная борозда замкнута в своем заднем конце: *r* — края спинной борозды. Дно борозды нарисовано темным. Увел. 290.

Рис. 16. Оптический продольный разрез того же эмбриона: *eo* — щелевидный остаток отверстия впячивания; *f* — возвышающийся в виде складки задний край спинной борозды, состоящий из двух эпителиальных слоев; его внутренняя верхняя стенка образует нервную трубку и непосредственно переходит в кишечножелезистый лист; верхняя образует кожу. Увел. 290.

Рис. 17. Поперечный разрез того же эмбриона в переднем его конце: *dd* — кишечножелезистый лист; *rf* — спинная борозда; *h* — кожа. Увел. 290.

Рис. 18. Еще более развитой эмбрион; спинная борозда во всей ее задней части замкнута и только спереди остается еще большое отверстие; в нервной трубке различают две части или пузыря: *a* — передняя; *b* — задняя. Увел. 290.

Рис. 19. Тот же эмбрион при более глубокой установке микроскопа: *ch* — хордовый диск; *m* — мускульный, или средний, лист; *dd* — кишечножелезистый лист. Увел. 290.

Рис. 20. Тот же эмбрион в оптическом продольном разрезе: *ch* — хорда, клетки которой врастают одна в другую; *dd* — кишечножелезистый лист, образующий переднюю кишку; *dd'* — клетки кишечножелезистого листа, лежащие под хордой; *n* — верхняя стенка замыкающейся нервной трубки; слой клеток *n* продолжается назад в кишечножелезистый лист; клеточный слой *c* — кожа. Увел. 290.

Рис. 21. Тот же эмбрион снизу, при несколько более глубокой установке микроскопа. Обозначения, как на рис. 20. *m* — средний, или мускульный лист. Увел. 290.

Рис. 22. Оптический поперечный разрез через заднюю часть того же эмбриона: *n* — нервная трубка; *ch* — хорда; *mm* — мускульный

лист, или мускульные клетки; *dd'* — клетки кишечножелезистого листа. Увел. 290.

Рис. 23. Еще более развитой эмбрион, вид сбоку: *n* — открытая спереди нервная трубка, доходящая сзади до заднего конца хорды; *dd* — передняя кишка; *dd'* — клетки кишечножелезистого листа; *ch* — хорда; *m* — мускульные клетки; *r* — остаток спинной борозды. Увел. 290.

Рис. 24. Тот же эмбрион, нарисованный сверху: *a* — передний, или мозговой, пузырь; *b* — второй мозговой пузырь. или туловищный ганглий; *b'* — третий нервный пузырь, или спинной мозг. Увел. 290.

ТАБЛИЦА III

Рис. 25. Значительно более развитой эмбрион с уже выросшим хвостом. Клетки хорды лежат теперь в один ряд и имеют форму весьма плоских дисков. Нервная трубка уже вполне замкнута. Увел. 290.

Рис. 26. Оптический поперечный разрез через задний конец хвоста, где с каждой стороны лежат только по две клетки. Увел. 290.

Рис. 27. Несколько более развитой эмбрион, вид со стороны, при более сильном увеличении: *h* — кожа, или наружный эпителий; *m* — мускульный лист; *dd* — передняя кишка, передний конец которой *o* направлен вверх; *gb* — мозговой пузырь; *gb'* — второй мозговой пузырь, или туловищный ганглий. Увел. 375.

Рис. 28. Несколько более развитой эмбрион: правая сторона мозгового пузыря перешнуровывается на две части, задняя, несколько выступающая, является зачатком глаза. Увел. 375.

Рис. 29. Значительно развитая личинка: *h* — кожа; *o* — начинающееся впячивание ротового отверстия; *dd* — передняя кишка; *dd'* — клетки кишечножелезистого листа в хвосте; *m'* — клетки среднего листа в туловище; *m* — значительно удлиненные клетки среднего листа, или мускульные клетки хвоста; *Rm* — спинной мозг; *Rg* — туловищный ганглий; *gb* — мозговой пузырь; *ot* — зачаток отолита; *ch* — хорда. Увел. 375.

Рис. 30. *a* — зачаток глаза в мозговом пузыре; *kl* — зачаток клоакального впячивания. Остальные обозначения те же, что и на рис. 29. Увел. 375.

Рис. 31. *hp* — прикрепительные сосочки; *p* — пигмент. Остальные обозначения, как на рис. 29. Увел. 375.

ТАБЛИЦА IV

Рис. 32. Клетки среднего листа в туловище начинают округляться: *chs* — появление вещества хорды; *f* — связь полости мозгового

пузыря с жаберной полостью; *kl* — клоакальные впячивания. Увел. 375.

Рис. 33. Тот же эмбрион сверху. Увел. 375.

Рис. 34. Личинка, вылупившаяся из яйца: *kh* — жаберная полость; *d* — вырастающая кишка. Увел. 375.

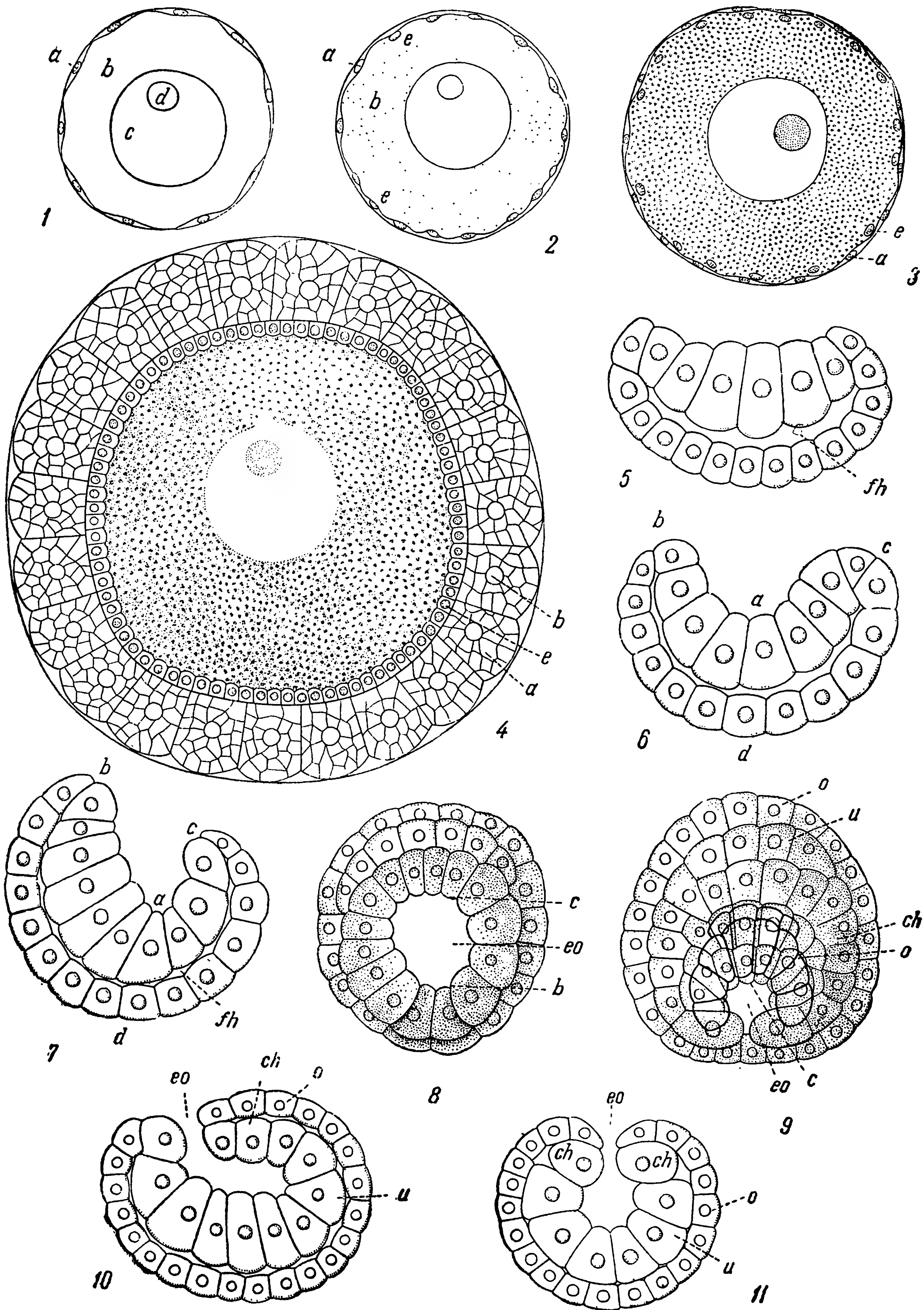
Рис. 35. Личинка, уже несколько дней свободно плавающая. Вид снизу: *ch* — хорда; *m'* — кровяные тельца; *en* — эндостиль; *kr* — жаберный мешок; *ks*, *ks* — соответствующее обеим жаберным щелям расширение жаберного мешка; *d* — кишка, зачаток пищевода и желудка; *d'* — задняя кишка; *h* — зачаток сердца. Увел. 505.

Рис. 36. Часть хвоста, вид сбоку, при очень сильном увеличении: *e* — эпителиальные клетки; *ff* — появляющиеся в них очень сильно преломляющие свет тельца; *Rm* — спинной мозг; *m* — лежащие в три ряда мускульные клетки. Увел. 730.

ТАБЛИЦА V

Рис. 37. Личинка, плавающая свободно уже два дня: *hp* — прикрепительные сосочки; *o* — ротовое отверстие; *f* — связь мозгового пузыря с жаберной полостью; *en* — эндостиль; *d* — кишка; *ks* — жаберный мешок; 1*ks* — первая жаберная щель; 2*ks* — вторая жаберная щель; *bb* — вход в кровяное русло между обеими жаберными щелями; *klm* — клоакальное отверстие; *b* — кровяные тельца; *gb* — мозговой пузырь; *Rg* — туловищный ганглий; *Rm* — спинной мозг; *ch* — хорда; *chs* — оболочка хорды. Увел. 375.

Рис. 38. Тот же эмбрион сверху: *end* — задняя кишка; *m* — мускулы в хвосте. Остальные обозначения те же, что и на рис. 37. Увел. 375.


a
b
d
c
1
a
e
b
e
2
e
a
3
5
fh
b
c
a
b
e
a
4
6
d
b
c
a
fh
d
7
o
u
c
eo
b
8
ch
o
eo
c
9
eo
ch
o
u
10
eo
ch
ch
o
u
11

a
ch
ch
eo
12

r
eo
13

dd
ch
eo
14

f
eo
16

r
15

a
b
18

rf
dd
h
17

dd
dd
ch
m
19

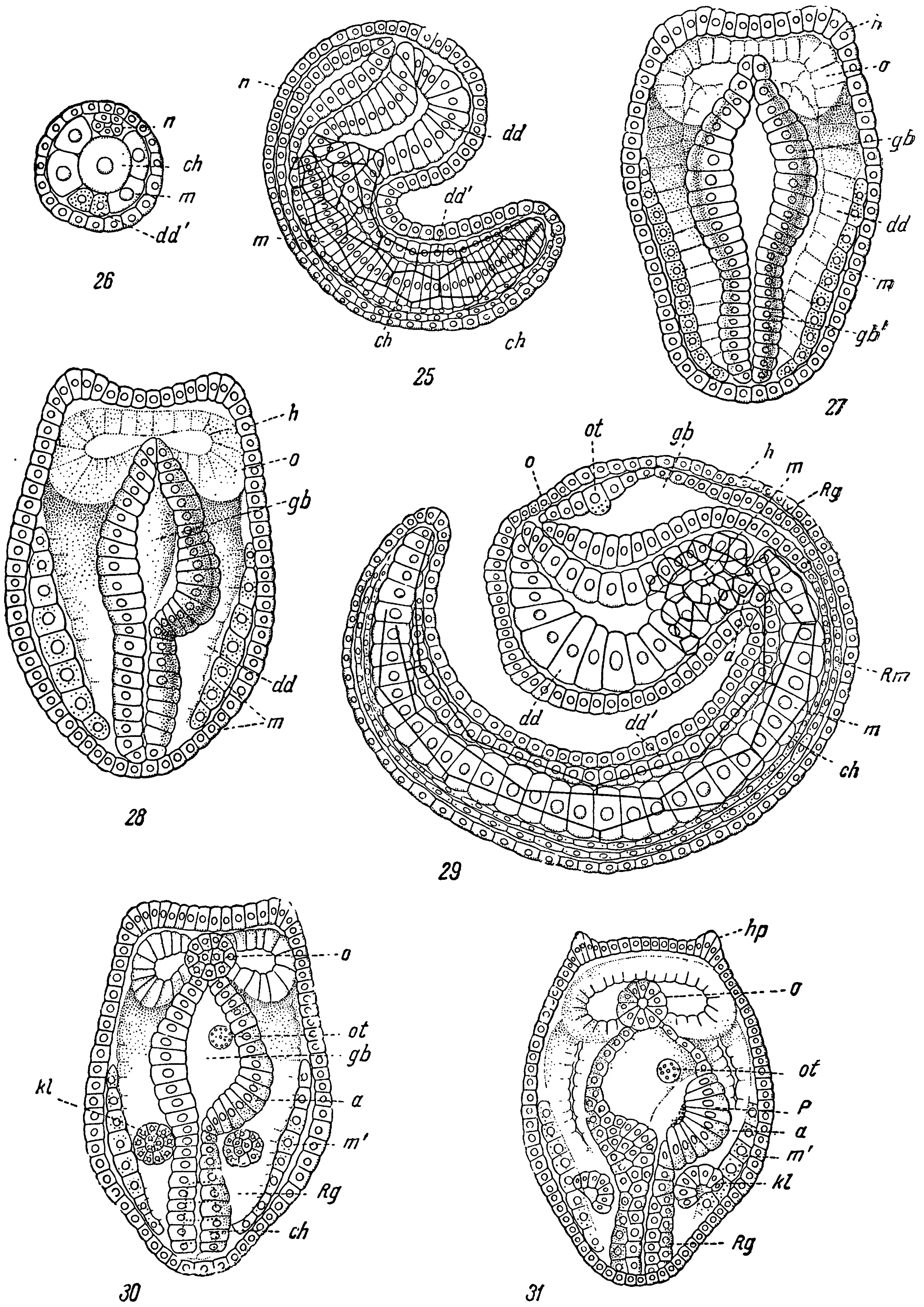
dd
ch
n
dd'
c
20

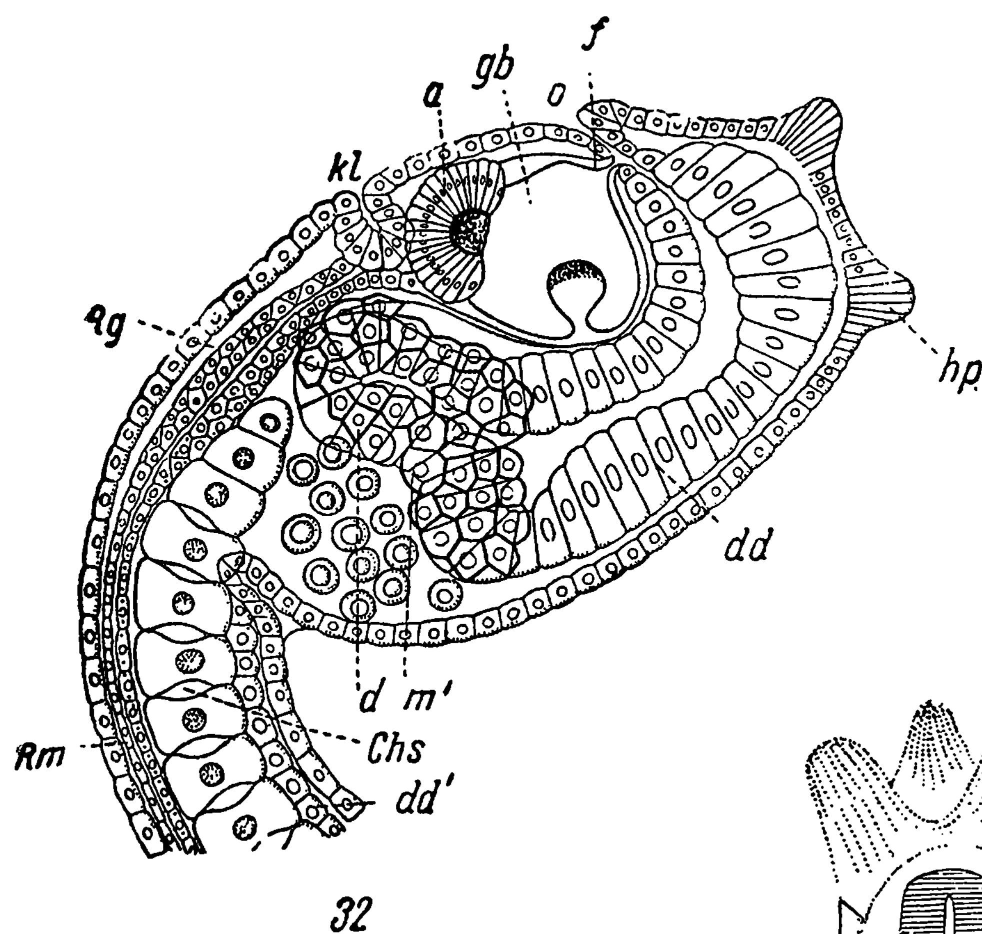
m
n
m
dd'
ch
22

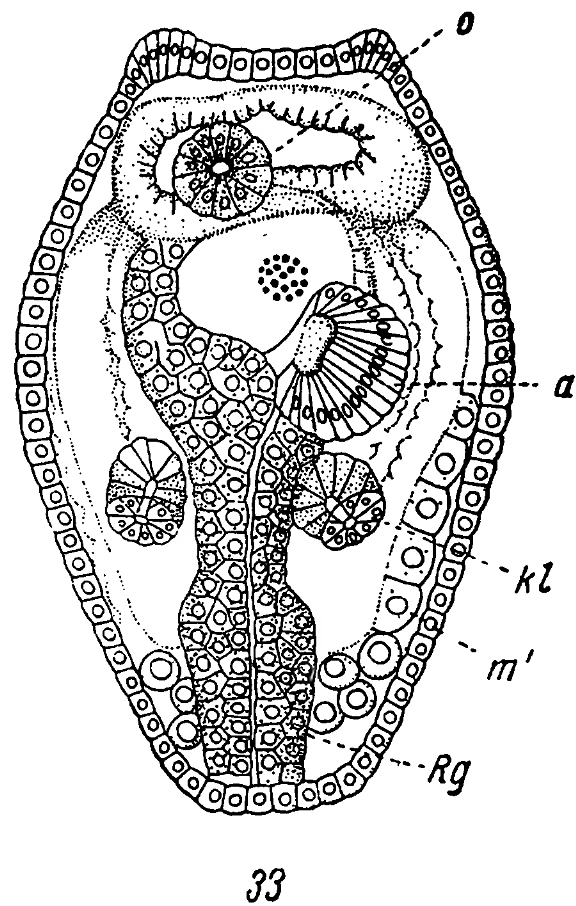
dd
dd'
m
21

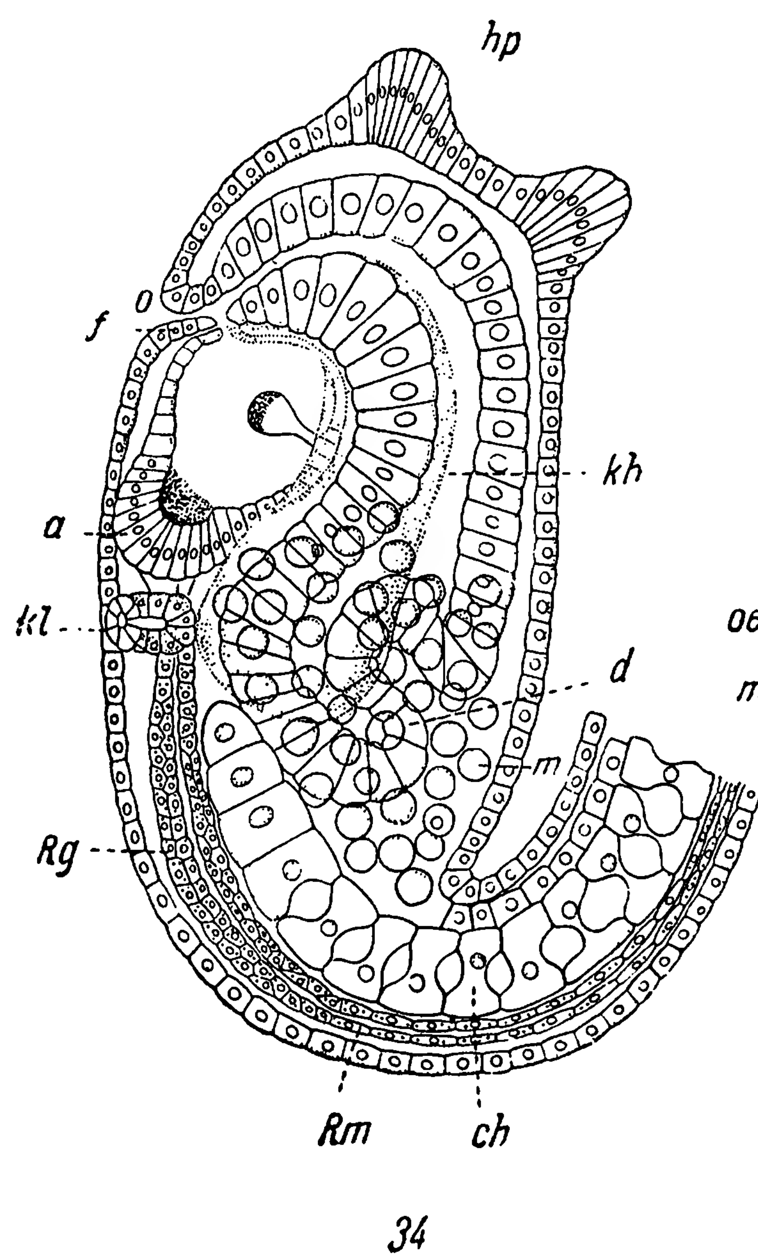
r
dd
n
dd'
m
ch
23

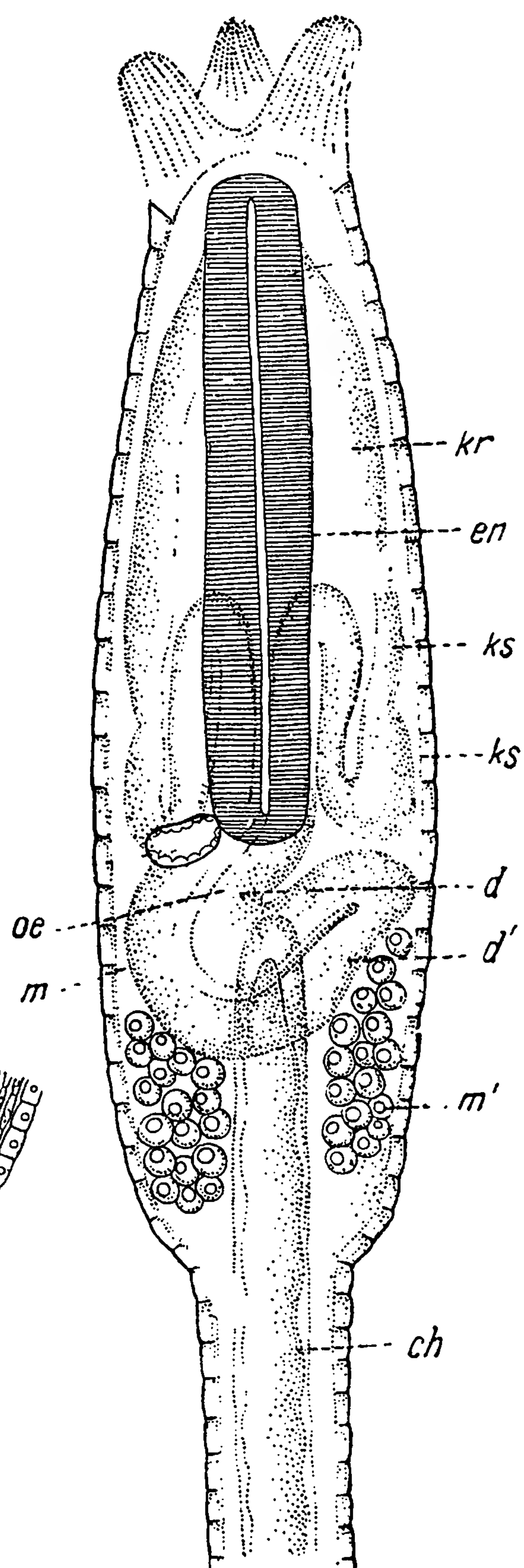
r
a
dd
n
b
m
b'
c
dd

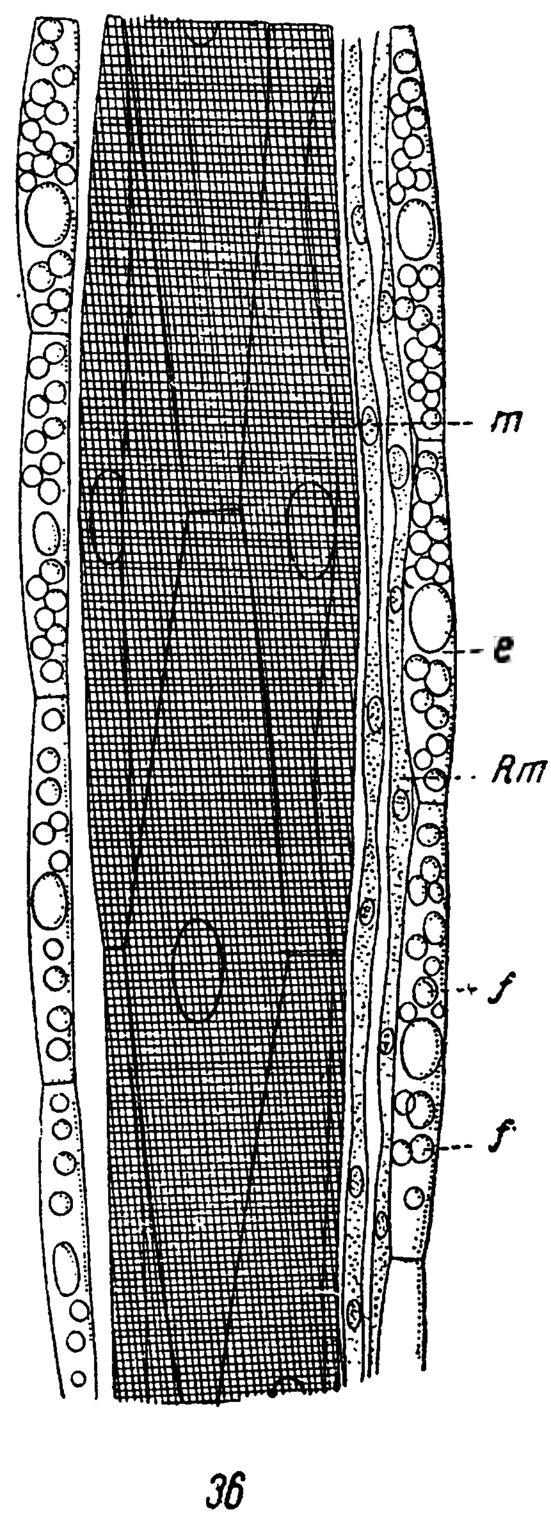

n
ch
m
dd'
26
n
dd
dd'
m
ch
ch
25
n
o
gb
dd
m
gb'
27
h
o
gb
dd
m
28
ot
gb
o
h
m
Rg
a
Rm
dd
dd'
m
ch
29
o
ot
gb
kl
a
m'
Rg
ch
30
hp
o
ot
P
a
m'
kl
Rg
31

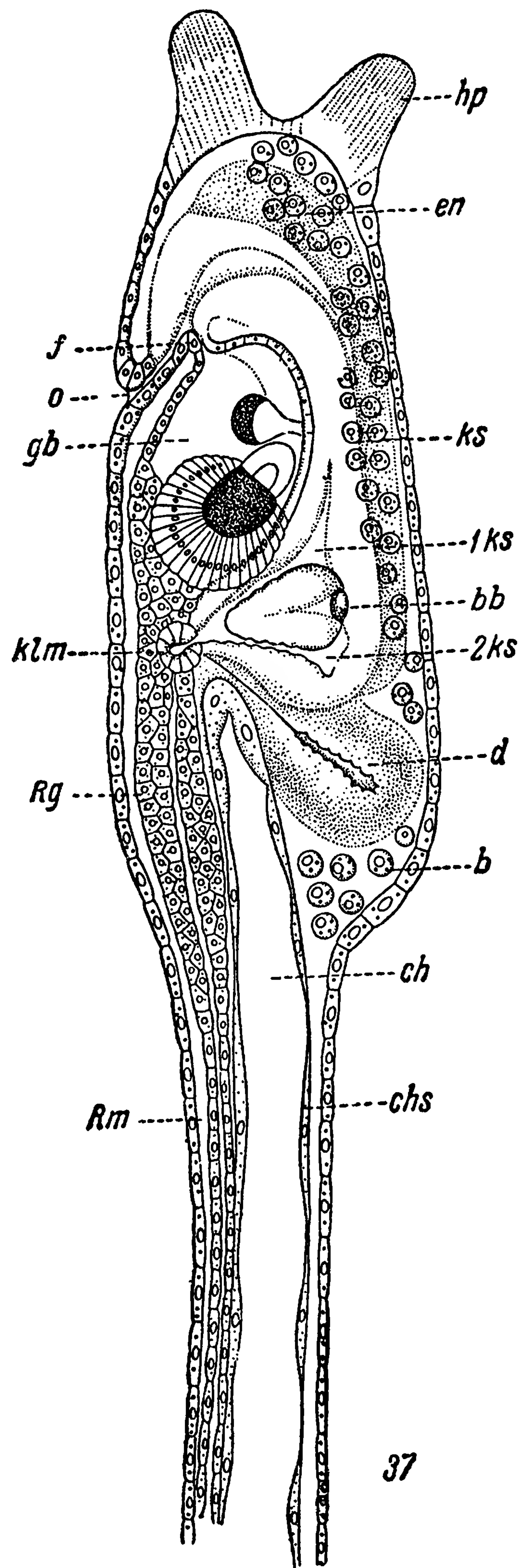

f
gb
a
o
kl
Rg
hp
dd
d
m'
Rm
Chs
dd'
32

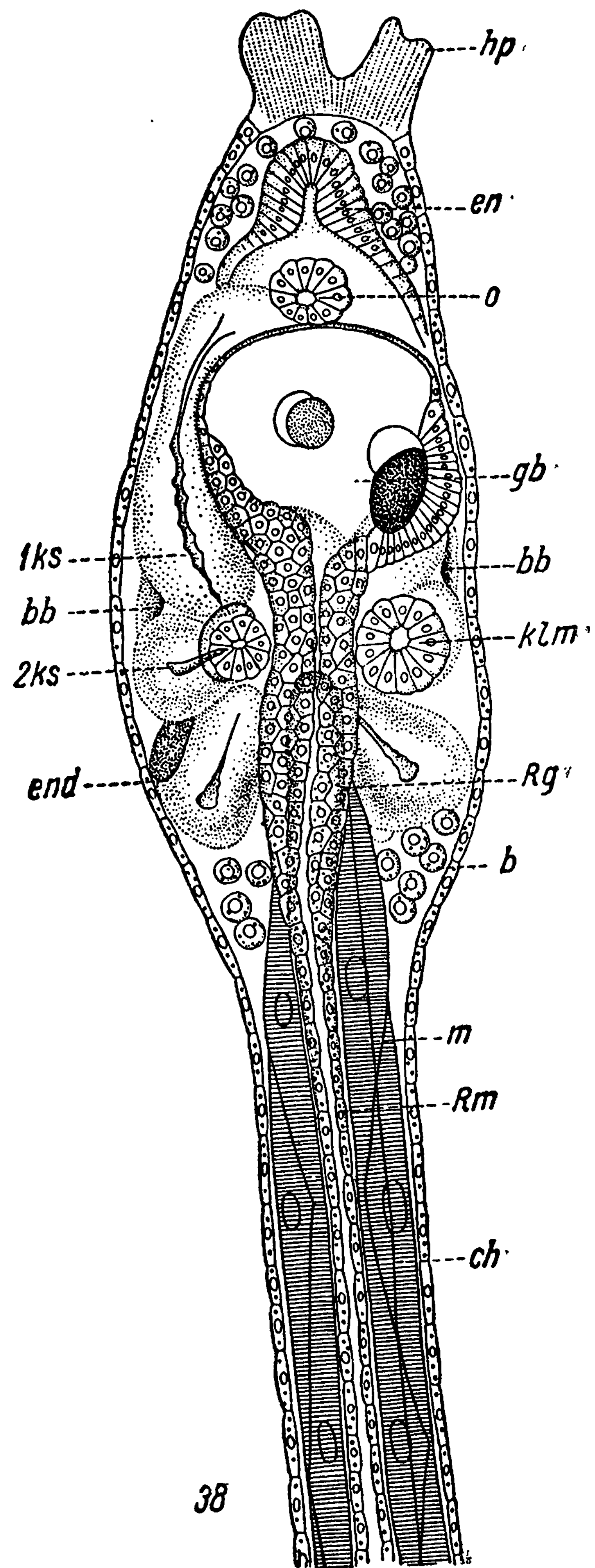

o
a
kl
m'
Rg
33


hp
o
f
kh
a
kl
d
m
Rg
Rm
ch
34


kr
en
ks
ks
d
oe
d'
m
m'
ch
35


m
e
Rm
f
f
36


hp
en
f
o
ks
gb
1ks
bb
klm
2ks
d
Rg
b
ch
chs
Rm
37


hp
en
o
gb
1ks
bb
bb
klm
2ks
end
Rg
b
m
Rm
ch
38

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЧЕРВЕЙ И ЧЛЕНИСТОНОГИХ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый труд состоит из двух частей; первая часть посвящена развитию червей *Sagitta*, *Euaxes* и *Lumbricus*, вторая — развитию насекомых *Hydrophilus*, *Apis* и некоторых бабочек; в заключении каждой части я свел основные результаты и дал сравнения с подобными процессами развития других животных. В общем введении я говорю как о своих, не включенных в этот труд исследованиях, так и об общих воззрениях, которые теперь приняты в эмбриологии беспозвоночных животных.

ВВЕДЕНИЕ

В ряде статей, напечатанных в 1867 г. в «Мемуарах Академии Наук», я указывал на большое сходство, которое имеется как в развитии, так и в строении личинок различных типов животных; опираясь на эти факты, я считал возможным сравнивать друг с другом их клеточные слои или зародышевые листы. Но мои взгляды были отклонены двумя исследователями, признание которых было бы мне особенно ценным, именно Ильей Мечниковым * и Земпером (Semper); ** хотя оба они и признают в целом теорию зародышевых листов, но не допускают какого-либо сравнения между зародышевыми листами

* Журнал Мин. нар. просв., Апрель.

** Semper. Reisen im Archipel der Philippinen. H. 4.

позвоночных и беспозвоночных животных. Поэтому я был вынужден искать новые факты и приводить новые доказательства в пользу дальнейших судеб принимаемых мною зародышевых листов. С развитием позвоночных познакомились, изучая главным образом тонкие поперечные срезы, изготовляемые на разных стадиях; я решил применить ту же самую методику для беспозвоночных.[35]

В Казани, где я тогда находился, выбор материала был невелик, и я приступил вначале к изучению пиявок, потом олигохет и, наконец, некоторых насекомых и ракообразных. Эмбрионы пиявок оказались, однако, не совсем пригодными для поперечных разрезов, и лишь с большим трудом удалось приготовить несколько тонких поперечных срезов, на которых я мог увидеть разделение на зародышевые листы и образование нервной системы из верхнего листа, но не видел зародышевой полоски, из которой обычно образуются мускулы. Мне больше посчастливилось при изучении яиц *Euaxes* и *Lumbricus*; особенно пригодными для поперечных разрезов оказались яйца *Euaxes*; здесь я был в состоянии с полной достоверностью проследить образование зародышевых листов, а из них образование органов. Оказалось, что при развитии олигохет образуются те же зародышевые листы, которые мы принимаем для позвоночных. Можно было совершенно ясно видеть происхождение среднего листа из первичного нижнего; особенно образование нервной системы из верхнего листа не возбуждало ни малейшего сомнения у тех, кто, подобно моим коллегам — профессору Н. Вагнеру, Овсянникову, Мельникову, Бобрецкому и другим, просматривал мои препараты.

Весною этого года я перешел к изучению развития насекомых и применил ту же методику; я получил здесь также некоторые, совершенно неожиданные результаты, которые приведены ниже.[36] Хотя я и включил пиявок и ракообразных в круг моих наблюдений, но я откладываю опубликование этих исследований до ближайшего времени, так же как и опубликование исследований над историей развития ком-

латной мухи, у которой я нашел образование второго листа, так же как у *Hydrophilus*, у которого я открыл амнион и серозную оболочку. В этих наблюдениях до сих пор еще слишком много пробелов. Здесь я хочу только заметить следующее. У речного рака второй лист, повидимому, возникает, как и у насекомых, ибо и у них можно наблюдать округлое впячивание бластодермы, которое затем замыкается.*

Происхождение нервной системы из верхнего листа я наблюдал совершенно ясно у эмбрионов, у которых начинался рост конечностей. Из пиявок я изучал развитие *Nephelis* и *Clepsine*. При развитии *Nephelis* первые процессы дробления и образования бластодермы происходят совершенно таким же образом, как они верно описаны Ратке (Rathke); ** стадии, изображенные им на рис. 10, 12 табл. I, прекрасно сохраняются мною до сих пор в уксусной кислоте и глицерине. Я не могу объяснить себе, почему г-н д-р Фриц Ратцель (Friz Ratzel) *** говорит с такой определенностью; равномерное дробление, которое Ратке описывает для *Nephelis*, не встречается ни здесь, ни у *Lumbricus* (стр. 282), тем более что у *Nephelis* все заключенные в капсулу яйца оплодотворены и развиваются далее; стадии распада так редки, что их нельзя рассматривать как норму.

Что касается обособления листов, то его можно обнаружить уже на рис. 13 табл. I у Ратке; верхние клетки *ff* образуют верхний или чувствующий лист, лежащие между ними и большими шарами дробления клетки образуют кишечножелезистый лист (рис. 14 и 15) и три

---

* Леребуле (Lereboulet) (Embryologie comparée, p. 260) полагает, что отсюда возникает задняя кишка; я видел, что, напротив, клетки трубки расширяются, но мои исследования были тогда прерваны, и я надеюсь вскоре заполнить этот пробел, так как в настоящее время (октябрь) снова получил раков с икрой.

** Rathke. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. 1862.

*** Dr. Ratzel. Vorläufige Nachricht über die Entwickelungsgeschichte von Lumbricus und Nephelis, S. 281. Zsch. f. wiss. Zool., Bd. XIX.

больших шара — средний лист. Затем клетки верхнего листа обрастают всю массу со всех сторон; клетки кишечножелезистого листа растут очень быстро, теряют свой зернистый вид, превращаются в большие светлые клетки и оттесняют при этом назад большие клетки среднего листа, которые образуют путем отшнурования два ряда клеток, являющиеся известными зародышевыми полосками *Nephelis*. Валик *a* (рис. 1 табл. II Ратке) образуется независимо от среднего листа, и пищевод возникает в нем в виде щели. *Clepsine* развивается иначе; но так как я в период ее развития был занят *Acipenseridae*, я сохранил лишь некоторые стадии в слабой хромовой кислоте; на поперечных разрезах я мог убедиться позднее лишь в происхождении нервной системы из верхнего листа. При дальнейшем изучении развития *Nephelis* я наблюдал образование расщепления в зародышевых полосках и переход образующейся щели в боковые сосуды; так что и с эмбриологической точки зрения следует рассматривать боковые сосуды пиявок как соответствующие полости тела других червей.

Несмотря на все мои усилия, мне еще не удалось достать яйца *Hirudo medicinalis*; к счастью, мы располагаем для них прекрасными исследованиями Лейкарта, на основании которых можно заключить, что у них происходит впячивание одной стороны шаров дробления и что образовавшаяся в результате этого впячивания полость превращается в полость кишки, что позднее из клеток среднего листа или из клеток, лежащих между кишечножелезистым и верхним листами образуется зародышевая полоска; быть может, не будет слишком смелым также утверждать, что образование нервной системы у *Nephelis*, *Clepsine*, олигохет и у членистоногих происходит из верхнего листа, и в этом случае можно установить для развития олигохет и пиявок два определенных типа, между которыми развитие *Nephelis* представляет переход.

Относительно зародышевых листов червей известно до сих пор лишь немногое, или вообще ничего не известно. Един-

ственными точными исследованиями эмбриональных процессов у них являются наблюдения Ратке над пиявками, которые впрочем не затрагивают вопроса о зародышевых листах. В то время как о наличии зародышевых листов у червей было написано очень мало, совершенно иначе обстояло дело с членистоногими, особенно с насекомыми; даже среди лучших исследователей одни признавали зародышевые листы, а другие отрицали их существование; при этом главную роль играли не столько непосредственные наблюдения, сколько теоретические воззрения, — не старались добыть достаточно точные, не допускающие двоякого толкования факты с тем, чтобы потом сравнить результаты, но старались поскорее согласовать поверхностные наблюдения с господствующими взглядами на развитие позвоночных.

Это случилось с Кёлликером,* то же с Цаддахом (Zaddach).** Ко времени исследований Кёлликера у позвоночных принимались серозные и слизистые листы; Кёлликер нашел их также и у насекомых. Во времена Цаддаха господствовали взгляды Ремака, и Цаддах нашел действительно полную аналогию зародышевых листов насекомых с теми, которые Ремак принимал для позвоночных, только с той незначительной разницей, что кишечно-железистый лист насекомых появляется несколько позднее, чем у позвоночных. Исследования Цаддаха не покоятся на несомненных фактах, но основаны на довольно шатких данных, которые обычно можно объяснять по желанию; это явствует действительно из того обстоятельства, что он считал эмбриональные оболочки за роговой лист и производил из него не только кожу, но и нервную систему. Лейкарт присоединился к взглядам Цаддаха. Так обстояло дело, когда появились исследования Вейсмана (Weissmann),*** составившие, так сказать, эпоху в эмбриологии; им были опровергнуты взгляды

* Kölliker. De prima insectorum genesis. 1842.

** Zaddach. Entwickelung d. Phryganiden-Eies. 1854.

*** Weissmann. Die Entwickelung der Dipteren. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XIII.

Цаддаха на зародышевые листы, так как Вейсман доказал, что роговой лист Цаддаха является в своей большей части провизорной оболочкой. Вейсман не признавал никаких зародышевых листов и не допускал проведения параллели между членистоногими и позвоночными, и это было действительно единственное, что можно было сделать при тогдашнем уровне знания фактов. Но тут появились исследования Ильи Мечникова, который открыл у насекомых зародышевые оболочки, сравнимые с амнионом и серозной оболочкой позвоночных. Если образование зародышевых оболочек допускало сравнение, почему было не провести аналогию и дальше? Мечников действительно признал существование зародышевых листов, опираясь, правда, на ограниченный фактический материал, поэтому и его взгляды я скорее причисляю к теоретическим построениям. Он сам говорит:* «Хотя я, так же как Вейсман, и не мог убедиться в присутствии у насекомых различных зародышевых листов, все же некоторые наблюдения указывают на известную дифференцировку зародышевой полоски на ранних стадиях»; и вот, опираясь на то, что два зародышевых листа выражены в конечностях, Мечников принимает два зародышевых листа — кожный и мускульный листы.

Воззрение И. Мечникова на зародышевые листы не нашло общего признания, так как доказательства были чересчур слабыми. Признание зародышевых листов Мечников основывал позднее, особенно на исследованиях над скорпионом, у которого он с исключительной ясностью наблюдал обособление кожного и нервномышечного листов; он подчеркивал, правда, при этом, что если и является возможным перенести теорию зародышевых листов на членистоногих, то у насекомых листы лишь едва намечаются. Так что, если признать наличие зародышевых листов, которые даже их защитниками обозначаются как «едва наметившиеся»,** их можно

* Embriologische Studien. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XVI, S. 487

** Там же.

сравнивать с зародышевыми листами позвоночных лишь в том случае, если сравнивать нервную цепочку членистоногих со спинальными ганглиями позвоночных и не искать аналога спинного мозга последних у членистоногих.

Вскоре после появления «Исследований» Мечникова сравнение зародышевых листов членистоногих с таковыми позвоночных получило неожиданную поддержку в лице одного исследователя, который высказывался как противник теории зародышевых листов, а именно Ганина, в его исследовании развития скорпиона. Ганин доказал, что нервная система развивается не из нервномышечной системы (как утверждал Мечников), но из верхнего слоя клеток, который в этом случае следует сравнивать с в е р х н и м или чувствительным листом. Далее Ганин указал, что кишечный эпителий образуется из поверхностного слоя желтка, т. е. из слоя клеток, который лежит под нервномышечным листом.* Для всякого, кто признавал зародышевые листы, работа Ганина давала все, чтобы сравнивать зародышевые листы скорпиона с таковыми позвоночных животных. Имелся верхний лист, из которого возникает кожа и нервная система, имелся слой клеток, который давал начало эпителию кишечного канала, и промежуточный слой клеток, из которого образовывались все остальные органы — в первую очередь мускулы. После опубликования этих в высшей степени важных данных Ганина, Мечников приступил к их проверке и действительно установил три клеточных слоя, или три зародышевых листа, и, в противоположность положительным указаниям Ганина, что нервная система происходит из верхнего слоя клеток, твердо придерживался своих прежних представлений о нервномышечном листе, считая, что часть нервной системы происходит из в е р х н е г о листа, а часть из нервномышечного.

* Ганин считал, что клетки кишечножелезистого листа возникают из поверхностного слоя желтка, так что первоначально происходят из неклеточных элементов, но этот вопрос касается происхождения листов, а не образующихся клеток.

Так обстояло дело, когда я приступил к изучению развития насекомых и решил твердо придерживаться фактов и не следовать никаким теоретическим воззрениям, которые так повредили эмбриологии членистоногих.

Мои собственные исследования по эмбриологии проведены на представителях различных порядков я приводят к признанию теории зародышевых листов. Однако зародышевые листы, которые я принимаю, имеют лишь то общее с зародышевыми листами, описанными Мечниковым, что это действительно зародышевые листы, но как их образование, так и дальнейшая их судьба совершенно различны. В е р х н и й, или ч у в с т в и т е л ь н ы й, л и с т насекомых соответствует таковому позвоночных, в т о р о й, или н и ж н и й, можно сравнивать с мускульным листом сагитты, а также позвоночных; к и ш е ч н о ж е л е з и с т ы й л и с т, который возникает в результате изгибания и уплощения краевых клеток нижнего листка, не имеет аналога у позвоночных, но является образованием, присущим исследованным мною насекомым. Кишечножелезистому листу и, позже, кишке позвоночных в какой-то мере соответствует, быть может, с п и н н а я п л а с т и н к а и спинная трубка *Hydrophilus* и фриганид по следующим причинам. Если серозная оболочка насекомых соответствует пилидию,* то образование кишки пилидия соответствует образованию спинной пластинки и спинной трубки *Hydrophilus*. Ввиду того, что кишка пилидия гомологична кишке других животных, например сагитты, амфиокса, то можно сравнивать и спинные пластинки последних и, идя дальше в этом направлении, можно сравнивать отдельные стороны развития *Hydrophilus* с таковыми сагитты, а именно: первое впячивание у сагитты (табл. I) ведет к образованию

* Эмбриональное развитие пилидия изучалось мною еще в марте 1868 г.; я отдал результаты и рисунки г-ну И. Мечникову для опубликования в его общем исследовании немертин и иглокожих. Кишка пилидия образуется в результате впячивания бластодермы, т. е. серозной оболочки.

мускульного листа и полости тела; первое впячивание у *Hydrophilus* ведет к образованию мускульного листа, а вторая складка уже впяченного слоя дает кишку, вторая складка спинной части бластодермы ведет к образованию спинной трубки. На основании этого можно притти к выводу, что сагитта является постоянной половой формой, которая больше всего напоминает провизорные, плавающие, серозные оболочки, как у пилидия.

Срезы, на которых основана большая часть моих выводов, изготовлены по способу П. Шиккера (P. Schicker) и зарисованы с помощью camera lucida, так что рисунки представляют точные копии препаратов, которые сохранены до сих пор и могут дать основу для сравнения и тем, кто не согласится с моими выводами.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

МАТЕРИАЛЫ К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ЧЕРВЕЙ

РАЗВИТИЕ И АНАТОМИЯ САГИТТЫ

Табл. I, II, III

По развитию сагитты имеются лишь исследования Гегенбаура * и некоторые замечания Дарвина; ** что касается последнего исследователя, то он несомненно имел дело с яйцами рыбы, а не с яйцами сагитты. Я производил мои наблюдения над яйцами небольших сагитт, которые я либо ловил пелагической сеткой, либо получал от сагитт, содержавшихся в неволе. Первые стадии, т. е. дробление и образование полостей дробления, точно описаны Гегенбауром; мы обращаемся поэтому к более поздним стадиям, которые протекают совершенно иначе, чем указывает этот исследователь. А именно,

* K. Gegenbaur. Entwickelung der Sagitta. Abh. d. naturforsch. Ges. in Halle. 1857.

** Darvin. Ann. a. Magas. of nat. hist., v. XIII.

после дробления, когда возникла образованная рядом клеток бластодерма, окружающая полость дробления, одна сторона бластодермы впячивается в другую, и образуется уже много раз описанная мною форма эмбриона (табл. I, рис. 1), которая будет служить исходной точкой наших дальнейших описаний.

Между обеими клеточными стенками еще виден остаток полости дробления *h*, которая при более глубоком впячивании (рис. 2) превращается в простую щель. Этим путем возникают два ряда клеток, которые я рассматриваю как зародышевые листы и которые обозначаю как в е р х н и й, или ч у в с т в и т е л ь н ы й, л и с т и как н и ж н и й, или в т о р о й, лист.

При дальнейшем развитии наружное отверстие полости становится все меньше и одновременно с этим клетки нижнего листа удлиняются с верхней стороны впяченной полости и делают верхнюю часть полости более узкой (рис. 3,*e*); дальше можно наблюдать, что удлиненные клетки начинают в одном месте отодвигаться от верхнего листа и на этом месте вскоре образуются две истинные складки, которые делят верхнюю часть впяченной полости на три отдела (табл. I, рис. 5) — внутренний *f* и два боковых *ll'*. Одновременно верхний лист становится тоньше в том месте, где к нему прикасаются стенки складки *f* (рис. 5, *o*). Здесь возникает отверстие (рис. 6), через которое полость складок открывается наружу.

В течение этих процессов можно наблюдать, что отверстие впячивания *n* уже сместилось несколько в сторону и на рис. 6 лежит уже совсем сбоку. На рис. 7—10 изображены уже более развитые стадии, причем эмбрион вытягивается в длину. Отверстие *n* отодвигается все дальше вверх, и на рис. 12 изображена стадия, когда я более не мог его уже найти; поэтому можно принять, что клетки, окружающие отверстие, совершенно сдвинулись. Образовавшиеся части оказываются следующими: *o* становится ротовым отверстием, свешивающаяся вниз трубка — кишечным каналом, клетки *dd* образуют эпителий кишечного канала, и клетки *df* образуют зачаток буду-

щего кишечноволокнистого листа. Эмбрион, на рис. 7 рассматриваемый сверху, изображен на рис. 9 в поперечном разрезе, на котором внутренняя полость *h* представляет собой просвет кишечного канала, а *dd* — его эпителий, *df* есть кишечноволокнистый лист, *hpl* — кожная пластинка, а снаружи лежит еще неизмененный чувствительный лист *sb*. На том же рисунке можно наблюдать, что полость, образовавшаяся путем впячивания, распадается на три части, которые непосредственно не связаны друг с другом сбоку; они открываются, как это можно наблюдать при косом положении яиц (рис. 8), в нижнее пространство впяченной полости и сообщаются друг с другом только через него. Края, отграничивающие боковые участки полости, находятся как вверху, так и внизу на некотором расстоянии друг от друга, и сливаются только на более поздних стадиях, когда они образуют верхний и нижний мезентерий взрослой сагитты. Эмбрион на рис. 10 начинает уже изгибаться в яйцевой оболочке, и вскоре можно наблюдать, что головной и хвостовой концы его соприкасаются друг с другом (рис. 11), причем в головном конце можно различать те же слои клеток, как описано выше; на заднем или хвостовом конце впяченная полость остается еще неразделенной, и отверстие впячивания уже нельзя обнаружить (рис. 11 и 12).

При дальнейшем росте эмбриона не замечается существенных изменений его организации; он значительно вырастает в длину, несколько раз изгибается в яйце, хвост становится тоньше, и в нем можно заметить среднюю перегородку, образование которой я, однако, не мог проследить; я поэтому могу только высказать предположение, что стенки обеих наружных складок смыкаются там, где прекращается кишечный канал, и, продолжая расти книзу, образуют перегородку, которая и у взрослых сагитт обнаруживает то же двойное строение, как и мезентерий, являясь его непосредственным продолжением.[37] После вылупления молодой сагитты (рис. 13) можно найти уже почти все органы, имеющиеся у взрослой, только челюсти и нервная система еще не сформированы в противоположность

внутренним органам, уже вполне развитым, — кишке и мускулам. Мускулы уже ясно обнаруживают поперечную полосатость, но образуют очень тонкий пласт, и можно принять с полной уверенностью, что мускулы возникли из внешней части клеток нижнего листа, ибо граница между двумя первоначальными листами резко и ясно выражена в течение всего развития.

От клеток, из которых составлен нижний лист, отделяются с каждой стороны ряды клеток, которые, располагаясь на мускульных клетках, выстилают всю полость тела и видны с большей или меньшей ясностью (рис. 14). У молодой сагитты особенно поражает исключительная толщина кожи головы и туловища, состоящей из наружного, ясно выраженного эпителия и под ним лежащего слоя. В последнем нельзя ясно различить границ клеток, но только ядра с окружающей их мелкоисчерченной или покрытой точками массой (рис. 14). У растущей молодой сагитты видно, что эта покрытая часть кожи всегда остается в с е р е д и н е, а на переднем и заднем концах туловища, вблизи головы и у начала хвоста, утончается все более, так что здесь можно видеть даже слабый намек на границу этого слоя (рис. 15, *kk''*). Вскоре этот слои занимает среднюю половину туловища, концентрируясь при этом все больше и больше на брюшной стороне; при дальнейшем наблюдении можно видеть, что из него образуется брюшной ганглий, который вначале еще очень широко распространяется на обе стороны туловища, а позднее все более и более стягивается на брюшную сторону (рис. 16). В головном конце клеточная масса, которая лежит непосредственно под эпителием, выступает очень далеко вперед; во время возникновения глаз она образует в переднем конце головы валикообразный вырост, который является зачатком головного ганглия (табл. II, рис. 18). Эти, вначале очень неясно отграниченные, массы становятся вскоре все яснее различимыми, и еще у маленьких, но уже свободно плавающих сагитт можно наблюдать почти все переходы от покрытой точками, снабженной

ядрами массы, которая прежде лежала под эпителием, к сформировавшимся брюшному и головному ганглиям.

Результаты образования нервных центров побудили меня пересмотреть вопрос о так называемом брюшном седле сагитты, чтобы устранить многочисленные противоречия, которые существуют по этому пункту. Нервная система была давно открыта, и ее отдельные более крупные во всяком случае части были очень точно описаны Кроном.* Несмотря на это, его данные относительно брюшного ганглия оспаривались Бушем (Busch),** который опирался главным образом на то, что «нервный центр не может лежать вне стенок тела». Крон *** защищал от нападок Буша свои прежние данные относительно брюшного ганглия. В последнее время, однако, г-н В. Кеферштейн (W. Keferstein) **** снова выступает против нервной природы брюшного ганглия и приводит почти те же основания, что и Буш. Он говорит: «Крон, как известно, принял это, достигающее часто очень больших размеров брюшное седло за нервный узел. Я вместе с Бушем не сомневаюсь в том, что этот превосходный исследователь в данном вопросе ошибся, так как это седло лежит вне мускульного мешка животного и нисколько не стоит в связи с мозгом, находящимся в голове». Последнее мнение высказывалось также Лейкартом, Пагенштехером, так же как Гегенбауром.

Из сказанного выше вытекает, что я, вопреки новым исследователям, считаю правильным взгляд Крона относительно брюшного ганглия, и надеюсь убедить в этом и моих читателей. Брюшной ганглий лежит совершенно вне мускульного мешка, непосредственно под эпителием кожи, и у молодых сагитт он так длинен и широк, что простирается довольно

* Krohn. Anatomische-physiologische Beobachtungen über die Sagitta bipunctata. Mit Taf. I Hamburg, 1844.

** Beobachtungen über Anat. u. Entwickelung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin, 1851, S. 98.

*** Krohn. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1853, S. 140.

**** Zschr. f. wiss. Zool., S. 130.

далеко по обеим сторонам туловища, как это ясно видно на поперечных разрезах молодой сагитты (рис. 17). У взрослых, больших сагитт он занимает относительно гораздо меньшее пространство на брюшной стороне животного, выдается очень незначительно и бросается в глаза лишь у мертвых и консервированных животных. Если рассматривать брюшной ганглий сагитты снизу, при малом увеличении, он имеет вид удлиненно-овального или четырехугольного тела с четырьмя большими нервными стволами, из которых два на переднем конце продолжаются к мозгу или головному ганглию, связываясь, как совершенно правильно указал Крон, с боковыми нервами головного ганглия; таким образом, возникает комиссура наподобие комиссуры *Heteropoda* и некоторых голожаберных; также и из заднего конца ганглия выходят два нервных ствола.

Кроме этих четырех больших нервных стволов, отходят по сторонам ганглия еще 12—13 маленьких, из которых средние отходят под прямым углом, периферические, напротив, направляются в ту или иную сторону. Сам ганглий состоит из центральной, волокнистой, и поверхностной, клеточной, частей. В центральной, более темной части заметна несколько более светлая, средняя линия, которая делит целое на две, повидимому, равные части. Кроме того, в каждую половину распространяется светлая, широкая полоса, которая на поперечном разрезе оказывается расположенной здесь полостью. Поперечная полосатость, которая особенно ясно различима, зависит от очень толстых отростков верхних клеток (рис. 18, 19), которые тянутся от одной стороны ганглия к другой; я не мог решить, являются ли эти клетки продолжением соединительных нитей лежащих по обеим сторонам ганглия клеток, или переходят в волокнистое вещество противоположной стороны; во всяком случае они не кончаются на ближайшей к ним стороне волокнистой части ганглия, но переходят на противоположную сторону. Клеточное вещество ганглия состоит из маленьких и больших мультиполярных клеток. Большие клетки образуют один слой на обоих наружных краях серого

вещества (рис. 19, 21, 22), имеют несколько корнеподобных отростков и отсылают большой, толстый тяж к центру ганглия (рис. 22). Некоторые из маленьких клеток также имеют отростки, которые все оканчиваются, однако, в белом веществе.

Кроме клеток, которые образуют белое вещество, можно обнаружить на внешних углах обеих полостей клетки, подобные эпителиальным, расположенные двумя рядами (рис. 21, *e*), которые, однако, не стоят в связи с нервными клетками; также на верхней стенке полости можно найти на том или ином срезе одну или две ганглиозные клетки. Из полостей брюшного ганглия две верхние находятся на каждом срезе всегда одной и той же формы, с очень резкими краями, выстланные эпителием по углам, так что эти полости едва ли можно рассматривать как полученные искусственно, возникшие, например, в результате разрыва тканей. Нижняя из изображенных мною полостей отсутствует на многих препаратах, на других она имеет форму трещины, ее края всегда зубчатые. Следует ли рассматривать эту полость как нормальную или как искусственную, должно решить наблюдение над свежими экземплярами; я нашел ее у экземпляров, сохранявшихся в хромовой кислоте и в спирте. Всегда возбуждает удивление, что эти полости не удается обнаружить на поперечных разрезах молодых сагитт, сохранявшихся при тех же условиях.

Ввиду того, что мы не располагаем описанием гистологической структуры головного ганглия, я позволю себе привести рис. 23, сделанный при увеличении в 190 раз, а также упомянуть, что головной ганглий, так же как брюшной, лежит непосредственно под кожей и не покрыт мускулами. Следует отметить, что те исследователи, которые не хотели признавать нервную природу брюшного ганглия из-за его поверхностного положения, не отрицали нервной природы головного ганглия, хотя и имели для этого те же основания.

Головной ганглий состоит из центрального зачатка белого вещества, в котором не наблюдается никакой волокнистости и которое вполне соответствует точечному веществу Ф. Лейдига

(Fr. Leydig). От этого центрального зачатка к поверхности тянутся корешки нервов, которые уже Кроном были изображены с большой точностью. Промежутки между нервными корешками заполнены клетками, которые продолжаются частично и на нервы.

Позади головного ганглия, в промежутке между обоими нервами, идущими к верхней части головы и к глазам, лежит еще особый орган, который я назвал бы органом чувств. Он состоит из замкнутого пузырька с ясными клеточными стенками. Я нашел его, однако, лишь у фиксированных экземпляров и не мог подвергнуть его поэтому более точному изучению. Сходный орган впрочем известен уже у одной сагитты, а именно мерцательный диск у *Sagitta cephaloptera* (Ed. Claparède. Beobachtungen an der Küste der Normandie, табл. XVIII, рис. 8).

Относительно ряда осязательных волосков, которые сидят на особых бугорках, расположенных по обеим сторонам тела, я не могу сообщить ничего нового, мне хотелось бы только упомянуть, что я обыкновенно видел, как отдельная нить, или волосок, распадалась на несколько волоконец после обработки реактивами, что характерно и для других образований (например, султана у пилидия).

Развитие половых органов мне не удалось изучить подробнее. На самых молодых из исследованных мною стадиях они имеют вид простых клеток, которые впячиваются с боков в полость тела в анальной области. Вскоре эти клетки становятся клеточным скоплением, которое еще связано по всей длине со стенкой тела. Позже это скопление еще более впячивается в полость тела, из него возникает с каждой стороны мешок яичника.

Последними исследованиями над сагиттой были значительно пополнены мои прежние исследования этого же объекта, а также исправлены некоторые ошибки; последнее относится главным образом к моим указаниям, что полость дробления ниц сагитты переходит в полость ее тела, так же как отверстие

полости впячивания переходит в анус. По новым исследованиям оказалось, что полость дробления исчезает или настолько сжимается, что остается лишь щель, которая отделяет у сагитт эпителий кожи от мышц. В этом отношении можно провести параллель между полостью дробления сагитт и той щелью, которая отделяет два первых листа позвоночных, — щелью между чувствительным и мышечным листами.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *EUAXES* [38]

Табл. IV, V, VI, VII, VIII

Euaxes откладывает яйца в хитиноподобных капсулах, которые по форме напоминают капсулы *Tubifex*, но по размеру капсулы *Euaxes* в десять раз больше. К тому же яйца лежат не так тесно, как у *Tubifex*, они плавают, будучи заключены в жидкость, содержащую белок, сравнительно свободно внутри капсулы. Число яиц одной капсулы очень различно и варьирует от одного до 15—20. Яйца, отложенные по одному в капсулу, наиболее удобны для исследования. Яйца представляют собой истинные сфероиды и достигают величины $1^1/_3'''$. Они содержат жироподобные, сильно преломляющие свет пузырьки желтка и окружены желточной оболочкой. В только что отложенном яйце я не мог найти ядро, но нашел на поверхности яйца несколько более светлое, круглое место, которое состояло из чистой, не содержавшей жировых телец протоплазмы (табл. IV, рис. 1). Я принимал его сначала за настоящее ядро, но при изучении последующих стадий это воззрение оказалось ошибочным, во-первых, потому, что это место не обладало истинной мембраной или даже резко очерченной границей, и, во-вторых, не принимало участия в дроблении яйца. Час спустя, после того как яйцо отложено, оно принимало несколько эллипсоидную форму и на продольных разрезах через такое яйцо можно было видеть, что оно содержало внутри уже два ядра, несмотря на то, что светлое пятно

на яйце оставалось неизменным и лишь увеличивалось. Не могу сказать, возникли ли оба ядра независимо или лишь разделились.[39] Единственно, что я могу утверждать, это то, что в отложенном яйце ядра не было и его нельзя было обнаружить ни сжатием, ни разрезанием яйца.[40] Напротив того, оба ядра в эллипсоидном яйце выступали с такой ясностью и их было так легко обнаружить, что если бы ядро только что отложенного яйца находилось в таких же условиях, оно не ускользнуло бы от меня. Правильную эллипсоидную форму яйцо сохраняло недолго; скоро один конец заострился и целое имело вид куриного яйца. Дальше, на той стороне яйца, где располагалось светлое место, возникла борозда, которая распространилась на все яйцо. Образовались таким образом два шара дробления, задний — маленький и передний — большой. На большом осталось и светлое пятно, которое, следуя общей форме яйца, сначала приняло эллипсоидную форму, а затем заострилось на заднем конце.[41]

После деления яйца светлое место начало постепенно исчезать, и от него вскоре не осталось и следа, исчезновение могло быть легко прослежено; края светлого пятна становились все более и более неправильными, так сказать, обкусанными, так как в светлую протоплазму, составляющую его, вступали маленькие желточные зернышки; все содержимое пятна становилось все мутнее и, наконец, совсем исчезло. Я не мог пролить свет на происхождение и образование пятна, но я полагаю, что оно представляет собою распавшееся и выступившее на поверхность ядро яйца, тем более что ядро в уже зрелых, но еще неотложенных яйцах выступает очень ясно. В яйцах, уплотненных в хромовой кислоте, я нашел в этом пятне маленький шар, или что-то вроде шишки, чего нельзя было видеть в свежих яйцах. Я объясняю появление его как искусственный продукт, возникший в результате сморщивания яйца. Дальше большой шар дробления (рис. 2, *b*) распадается на два, причем на срезах очень легко обнаружить предшествующее деление ядер; образуются три неправильно расположенных шара,

из которых большой левый (рис. 3, *e*) делится снова; таким образом возникают четыре крестообразно расположенных шара, из которых самый большой задний первым отделяется от яйца. Сейчас же после образования четырех шаров дробления можно видеть на концах шаров, обращенных к центру (*c* и *e*), беловатые пятна, и если на этой стадии сделать поперечный разрез, мы получим рис. 24. Разрез проходит здесь через маленькие шары *e* и *c*, и можно видеть, что от обоих шаров начинают отделяться два новых, еще меньших шара, причем в их образовании участвует половина ядерного тельца и маленькая часть всего шара дробления. Тело ядра выступает на срезах не как делящийся пузырек, но обнаруживает как в старой, так и во вновь образующихся клетках два зернистых[42] скопления, которые соединены друг с другом тонкими, зернистыми, но очень ясно видимыми протоплазматическими (?) тяжами. Между образующимся вновь ядром и поверхностью яйца виден слой желтка, который состоит здесь только из светлой протоплазмы и очень мелких, сильно преломляющих свет зернышек и не содержит больших шаров желтка. Этим объясняется беловатый вид этих мест на красновато-желтой поверхности всего шара дробления, цвет которого зависит от подобной окраски желточных шариков.

Несколько позднее можно видеть, как оба белых пятнышка все больше отделяются от шаров и таким образом возникают два совсем маленьких белых шарика. Эти два шарика вскоре делятся каждый на два, и мы таким образом получаем стадию, изображенную на рис. 5, поперечный разрез которой представлен на рис. 25.[43] Уже на этой стадии возникают в верхнем *d* и нижнем *f* шарах дробления (рис. 6) сходные белые пятна, которые мы описали для *c* и *e*; они скоро становятся большими буграми, из которых бугор на шаре *f* так велик, что он даже несколько оттесняет кпереди четыре меньших шара. Бугор на переднем шаре *d* отделяется очень быстро и распадается тотчас же на два меньших шара; задний, большой бугор остается еще некоторое время связанным с большим

шаром,[44] и на рис. 7 мы видим только его передний верхний конец, в то время как вся масса его лежит в глубине.

Строение двух клеток, которые происходят из шара *d*, совершенно подобно строению клеток, происходящих из шаров *c* и *e*; напротив того, в большом бугре шара содержится большое количество желточных пузырьков. Этот шар, который мы обозначаем через g, делится вскоре поперечной бороздой на два (рис. 8, g', g''), причем меньшие клетки несколько расталкиваются; дальше делится шар g'' поперечной бороздой, а шар g' продольной бороздой; и таким образом, мы получаем стадию, которая изображена на рис. 9 при рассматривании с поверхности. Если сделать разрез через эту стадию[45] в том месте, где стоит буква g'', то можно видеть, что к известным уже нам клеткам присоединились еще две (рис. 26) *h* и *l*, из которых клетка *h* уже полностью отделилась от нижнего шара, *l*, напротив, еще находится с ним в связи. Обе вновь возникшие клетки *h* и *l* состоят почти из тех же желточных пузырьков, как и большие шары дробления, они только богаче плазмой и имеют относительно очень большое ядро. Их консистенция является промежуточной ступенью между консистенцией шаров дробления *e* и *c* и клеток *nn*. Дальнейшее изменение, которое мы наблюдаем, состоит в размножении клеток g''' и g^{IV} рис. 9 и довольно неправильном распаде больших нижних шаров дробления, который нам делает наглядным рис. 10.

Меня завело бы чересчур далеко описание и изображение судьбы каждого шара дробления. Само наблюдение не представляет трудности, особенно если воспользоваться капсулами, которые содержат только по одному яйцу; тогда можно проследить все стадии на одном и том же яйце; я еще хочу указать, что в клетках, которые происходят от клеток, обозначенных g, g''', g^{IV}, желточные пузырьки при дальнейшем делении растворяются или распадаются на очень маленькие точечки, так что строение этих клеток, которые происходят из шаров дробления *c*, *d*, *e* в первую очередь и от клеток g''', g^{IV}, становится совершенно одинаковым. Обе задние клетки *k*, *k'*, кото-

рые происходят из клетки g' (рис. 8), остаются неизмененными. На рис. 27 представлен поперечный разрез из середины стадии, изображенной на рис. 10, на котором ясно видны три ряда клеток, отделившихся друг от друга. Верхний образован очень светлыми клетками, которые не содержат ни одного крупного желточного пузырька и состоят из совершенно прозрачной протоплазмы и мелких точкообразных зернышек. Эти клетки образуют чувствующий (сенсорный), или верхний, лист. Второй ряд клеток состоит из значительно более крупных клеток, которые, особенно в левой стороне, содержат значительное число желточных пузырьков. Этот слой образует средний, или мускульный, лист и происходит из клеток l и h рис. 26. Лежащие внизу большие клетки, состоящие почти исключительно из желточных пузырьков, образуют нижний, или, как это явствует из его дальнейшей судьбы, кишечножелезистый лист, или, точнее, кишечножелезистое ядро, если применить и здесь очень подходящее для лягушек выражение Ремака. Рисунок изображает поперечный разрез из середины; при исследовании срезов, лежащих кпереди, мы находим сначала только клетки кишечножелезистого листа, дальше назад они покрываются клетками верхнего листа, а еще дальше назад начинается между верхним и нижним листами средний лист. Если проследить поперечные срезы еще дальше назад, мы видим, что сначала исчезает верхний лист и клетки среднего листа соприкасаются непосредственно с двумя большими задними клетками k и k'.

На следующей стадии (рис. 11 и 12) диск, образованный двумя верхними листами, разрастается все больше в ширину и длину, клетки верхнего листа при этом размножаются все сильнее и начинают покрывать обе задние большие клетки (рис. 11), пока совсем не обрастают их (рис. 12). В результате этого обрастания клетками верхнего листа клетки k и k' становятся клетками среднего листа, с которым они полностью совпадают и по своей внутренней консистенции. Обе эти клетки,

однако, не остаются совершенно пассивными, они отделяют на своем переднем конце меньшие клетки, которые непосредственно примыкают к среднему листу. Как уже указывалось, размножение клеток верхнего листа совершается очень быстро, клетки среднего листа размножаются гораздо медленнее, и еще медленнее клетки кишечножелезистого листа. В отношении последних можно видеть, что клетки, соприкасающиеся со средним листом, имеют меньшие размеры и соответственно быстрее делятся. В результате более быстрого распространения клеток верхнего листа, а быть может и деления клеток (рис. 28, *n*) между клетками мускульного листа образуется щель и его клетки располагаются двумя тяжами, которые видны уже на рис. 11, но выступают еще яснее на последующих стадиях. Эти тяжи образуют под верхним листом кругом диска вал и заканчиваются сзади сделавшимися теперь в результате деления значительно более мелкими клетками k и k'. Поперечный разрез стадии, изображенной на рис. 12, в ее средней части, представлен на рис. 28. Клетки среднего листа *nn* образуют два скопления, которые лежат под концами расширившегося верхнего листа. Еще яснее это видно на рис. 29 и 30. Здесь можно видеть, что быстрее растущие клетки верхнего листа значительно опережают другие и распространяются непосредственно на зародышевые кишечножелезистые клетки. Если провести поперечный разрез через стадию, изображенную на рис. 12, в том месте, где лежат большие клетки kk', мы находим, что они уже всюду покрыты верхним листом и относятся к области среднего листа.

Если после всего сказанного мы бросим теперь взгляд на возникновение листов, то мы найдем, что верхний лист образуется двояким путем: из клеток, которые обособились непосредственно от наружной поверхности первых трех маленьких шаров (рис. 5, *c*, *d*, *e*), и из клеток, которые происходят из передних и центральных половин шара g'' (рис. 8), или из клеток g''', g^{IV} (рис. 9). Клетки среднего листа имеют сходный двоякий способ происхождения.[46] Они возникают,

с одной стороны, из шаров *c* и *e*, которые до того образовали клетки верхнего листа, с другой стороны, из задней части клетки *g'* (рис. 8). Оба эти способа возникновения можно выразить одним общим положением: от центральных самых верхних концов первых четырех шаров дробления отделяются маленькие клетки, которые образуют верхний лист; от лежащих непосредственно под ними частей тех же шаров образуются более крупные клетки среднего листа. Это воззрение объясняет просто и ясно процессы образования среднего листа. Если бы все клетки, которые отделились от трех первых шаров дробления *c*, *d*, *e*, содержали бы такую же массу желточных пузырьков, как клетка *g*, и из них образовался бы позднее средний или мускульный лист, — как некоторые принимают, например, для моллюсков, — то все же можно было бы утверждать, что средний лист возникает из первичного верхнего листа, но это надо было бы согласовать с моим общим положением для *Euaxes*; *Euaxes* представлял бы в этом случае переходную форму между образованием среднего листа или из верхнего или из нижнего первичных листов.

Если после этого отступления мы снова вернемся к росту диска, то следует заметить, что зародышевые полоски растут все дальше, после того как они достигли края яйца (рис. 13), и, таким образом, переходят на другую сторону кишечно-железистого зачатка (рис. 30, где они изображены также в поперечном разрезе); наконец, они достигают противоположной стороны, т. е. брюшной стороны эмбриона, как это представлено на рис. 14 и 15. На рис. 15 можно еще различить более крупные клетки, которые лежат на заднем конце зародышевой полоски. Как видно на рис. 15, зародышевые полоски начинают сдвигаться на переднем конце эмбриона, и на рис. 17 и 18, где уже можно ясно различить закладку головы, они сблизились. Поперечные разрезы эмбрионов, изображенных на рис. 15 и 16, так похожи на поперечные разрезы задней

части эмбриона, изображенного на рис. 17 и 18, что в их изображении нет надобности. Поперечный разрез эмбриона (рис. 18) обнаруживает на рис. 31 уже состоящий из довольно маленьких клеток кишечножелезистый зачаток, который как сверху, так и снизу покрыт клетками; обе зародышевые полоски представляются в виде двух скоплений клеток *ks* по углам брюшной стороны.

На рис. 32 изображен при большем увеличении поперечный разрез переднего конца того же эмбриона. Несмотря на то, что на обоих поперечных срезах, как мы находим, обе зародышевые полоски еще очень далеко отстоят друг от друга, клетки внешнего листка разрослись скорее и покрывают кишечножелезистый зачаток также вполне и с брюшной стороны. Эмбрион принял на переднем конце трехлопастную форму, которая возникла за счет верхнего листа и зародышевых полосок. Ни мозга, ни ротового отверстия еще не видно. Поперечный разрез через самый передний конец эмбриона (рис. 33) показывает нам, что по средней линии верхнего листа клетки сделались довольно высокими и цилиндрическими: кроме того, по обеим сторонам от них часть листа уже сделалась двуслойной. Дальше можно наблюдать все большее сдвигание обеих зародышевых полосок, которые сперва сближаются на голове и на спине, в то время как на заднем конце они еще отстоят далеко друг от друга (рис. 19, 20, 21).

В то же время образовались ротовое отверстие и передняя кишка как впячивание верхнего листа в щель между передними концами обеих зародышевых полосок. По внутреннему краю зародышевых полосок клетки верхнего листа становятся гораздо более светопреломляющими и покрываются одновременно мерцательными волосками, хотя я и не наблюдал, чтобы эмбрион начинал вращаться. Этот эмбрион, как показывает изучение поперечных срезов, уже обнаруживает значительные изменения в строении его зародышевых листов. Верхний лист стал значительно толще на брюшной стороне и состоит из двух-трех слоев клеток; по его средней линии я нашел глубокую

борозду, окруженную длинными клетками, покрытыми мерцательными волосками. Средний лист также претерпел значительные изменения, сделавшись более массивным в результате роста и размножения его клеток; кроме того, в нем наблюдается резко очерченная щель, которая разделяет этот лист на две неравные части — на верхнюю, более значительную, и нижнюю, состоящую из одного ряда, редко из двух рядов клеток.

Ввиду того, что из верхней части образуется мускулатура тела, а из нижней — мускулатура кишки, я буду применять к ним соответствующие названия, которые употребляются и для позвоночных; верхнюю, бо́льшую, часть клеток среднего листа я назову кожноволокнистой, или мускульной пластинкой, а нижнюю часть — кишечноволокнистой пластинкой. По средней линии, где сходятся обе половины среднего листа, можно видеть, что некоторые клетки несколько отличаются от других клеток большей светопреломляемостью. Поперечный разрез, который мы здесь описываем, приготовлен из середины зародыша, где обе зародышевые полоски уже сошлись; при изучении поперечных разрезов, лежащих кзади, мы постепенно переходим к тем стадиям, изображенным на рис. 32, на заднем конце, где зародышевые полоски еще не сошлись. Кишечножелезистый зачаток состоит теперь из значительно меньших клеток, которые еще содержат так много желточных пузырьков, что можно лишь с трудом обнаружить ядро. Количество плазмы среди желточных пузырьков, однако, возросло по сравнению с первыми стадиями. На переднем конце эмбриона и даже в середине зародышевая полоска уже распалась на первичные сегменты; таким образом, средний лист представлен маленькими четырехугольными клеточными пластинками, в которых лишь впоследствии, при горизонтальном расщеплении, возникает полость. Образование этой полости видно на тонких сагиттальных или продольных срезах. Так, рис. 35 изображает срез, на котором мы в каждом первичном сегменте видим полость, покрытую снизу только одним рядом

клеток, а сверху, напротив, несколькими рядами; каждая полость первичного сегмента отделена от соседней двумя клеточными слоями, т. е. двумя стенками сегментов.

Эти стенки образуют диссепименты и одновременно показывают нам, что расщепление среднего листа следует понимать не так, что весь лист по всей своей длине разделился на две пластинки, а таким образом, что пластинки среднего листа, которые составляют первичные сегменты, расщепляются каждая самостоятельно и образуют таким образом брюшную полость каждого сегмента, — полости, которые соединяются друг с другом лишь впоследствии. Дальнейшее изменение эмбриона, при котором он увеличивается и в длину, идет за счет схождения зародышевых полосок по всей их длине, и только на самом крайнем, заднем конце остается видимой глубокая щель. Теперь, кроме большого числа колец, или сегментов, можно также отличить ясно отделяющуюся голову. Чем яснее выступают сегменты на переднем конце тела, тем менее ясно выраженными они становятся в направлении назад, пока, наконец, кольчатость совершенно не исчезает.

Если мы будем рассматривать эмбрион с брюшной стороны, то заметим, что зародышевая полоска в передней части, на каждой стороне средней линии, распадается на две части при помощи продольной борозды, — на одну маленькую, четырехугольно-округлую часть, плотно прилегающую к средней линии, и на внешнюю, гораздо более длинную часть.[47] Эта стадия совершенно напоминает описание Ратке,* где он говорит о распаде зародышевой полоски на мускульную и нервную части. Однако это не так: части *aa* не имеют никакого отношения к зародышевой полоске, состоящей только из клеток среднего листа, но являются парными утолщениями верхнего листа, которые лежат по обеим сторонам средней линии, и так как по бокам они становятся все более плоскими,

* Rathke. Entwickelung der Hirudineen. Taf. V, Fig. 18.

то кажется, как будто бы они непосредственно переходят в клетки зародышевой полоски.

Ряд поперечных срезов, сделанных через такой эмбрион, очень поучителен, и я привожу здесь срезы этого эмбриона. Задний срез (рис. 36) очень мало отличается от предыдущего, только бороздка менее значительна, и клетки листов, лежащие в середине, мельче. Клетки кишечножелезистого зачатка значительно изменились, так как их ядра, вместо того чтобы лежать на середине, подошли к краям клеток и лежат непосредственно под кишечноволокнистой пластинкой. Кроме того, под средней линией верхнего листа не видно больших клеток, но много более мелких, сильно преломляющих свет.

Следующий рис. 37, взятый из середины того же самого эмбриона, показывает нам более значительное распространение вширь клеток среднего листа над железистым зачатком, и кроме того в главной пластинке среднего зародышевого листа с каждой стороны видна группа клеток, которые отличаются от других своей более тесной группировкой и более резкими контурами. Поперечный срез, проведенный тотчас позади головы того же самого эмбриона (рис. 38), показывает более значительное развитие частей, которые мы видели на других срезах. Лежащие там по обе стороны средней линии утолщения превратились здесь в одно, резко обособленное от верхних покрывающих его плоских клеток; по сторонам утолщение еще непосредственно переходит в клетки внешнего эпителия. Это утолщение является зачатком нервной системы, которая, таким образом, как и у позвоночных, происходит здесь из верхнего листа. В среднем листе тоже появились различия: на рис. 37 мы уже наблюдали простую группировку клеток мускульной пластинки, а сейчас она уже представляется в виде трубки, которая является только сегментарным органом. Таким образом, сегментарные органы *Euaxes* возникают не как впячивания внешней кожи, а образуются из клеток среднего листа, сначала в форме кучки клеток, которая скоро вытягивается в трубку и получает теперь просвет. Этот

способ образования сегментарных органов гораздо точнее прослежен у *Lumbricus*, так как *Euaxes* для этого является неблагоприятным объектом. Между клетками кишечноволокнистой пластинки и кишечножелезистым зачатком образуется скопление клеток, из которого потом образуется нижний брюшной сосуд.

Чтобы проследить дальнейшую судьбу описанных нами листов, мы обратимся к еще более развитому эмбриону, у которого средний лист уже совершенно слился у переднего конца, так же как и на спинной стороне. Поперечный срез из задней части такого эмбриона очень похож на тот, который мы взяли у более молодого эмбриона (рис. 23) из его переднего конца (рис. 38), только отграничение зачатка нервной системы от других клеток верхнего листа выступает еще гораздо яснее (рис. 39); кроме этого, крупной разницы не заметно, за исключением более значительного расширения среднего листа, особенно сосудистокишечной пластинки и умножения ядер кишечножелезистого зачатка. Срез, проведенный через переднюю половину эмбриона, показывает нам гораздо более развитую стадию (рис. 40).

Нервная система в форме кучки клеток совершенно отделилась от верхнего листа. Внутренние клетки кишечножелезистого зачатка уже потребляются и вследствие этого возникает центральная полость, в которой (рис. 40) еще лежат три безъядерных кучки желточных зернышек; напротив, ядра шаров, граничащих с кишечноволокнистой пластинкой, лежат кучками в окружающей их протоплазме, которая не распадается на отграниченные клетки и отростки которой часто протягиваются до вершин все еще отграниченных шаров дробления. По сторонам видны входящие в полость тела валикообразные выросты верхнего листа, которые образуют железы, отделяющие щетинки.[48] На срезе, проведенном далее вперед (рис. 41), мы находим очень обширную полость кишки, в стенках которой скопления желточных шаров и протоплазма со своими ядрами занимают почти одинаковое пространство;

при дальнейшем развитии потребляется также и остаток желтка, а у молодых *Euaxes* виден настоящий эпителий, который одевает кишку. В железах, образующих щетинки, уже заложены последние. На внешней поверхности клеток кожноволокнистой пластинки образовались продольные мускульные волокна, отчетливо видимые на поперечных срезах в виде тонких, сильно преломляющих свет зернышек. Под ганглием лежат три ядра, сильно преломляющие свет, которые при рассматривании более молодых, несколько сдавленных экземпляров или у экземпляров, убитых слабой уксусной кислотой, представляются как светлые продольные нити, которые Лейдиг изображает в виде широких волокон на таблице 6-й своих «Tafeln zur vergleichenden Anatomie von Lumbricus». При более детальном рассмотрении ранних стадий мне, как я полагаю, с достоверностью удалось проследить эти тяжи до трех клеток, которые изображены на рис. 34, *c*. Внешняя неврилемма еще не образовалась вокруг всего ганглия, и эти нити свободно лежат в полости тела.

Я бы хотел здесь еще упомянуть о сообщении, сделанном мне г. Эд. Клапаредом (Ed. Claparède), согласно наблюдениям которого эти нити также и у *Lumbricus* лежат между внутренней и внешней неврилеммами, и поэтому он высказался против их нервной природы. Мои эмбриологические исследования подтверждают его взгляд, и так как эти клетки происходят из среднего листа и лежат кнаружи от внутренней неврилеммы, то я позволяю себе высказать мнение, не играют ли эти нити роль плотных тяжей для противодействия стягиванию в бугорки нервной цепочки; в этом случае их можно было бы сравнить как функционально, так и генетически с chorda dorsalis.

В заключение моих исследований по развитию *Euaxes*, мне думается, следует еще заметить, что, прежде чем я нашел столь благоприятные яйца *Euaxes*, я изучал развитие *Tubifex*, причем у меня уже были готовы срезы и даже рисунки образования зародышевой полоски и молодого червя. Но так как развитие *Euaxes* почти во всех подробностях совпадает с развитием

Tubifex и многое выявляется еще яснее, чем у последнего, я решил лучше оставить *Tubifex* в стороне.

Я бы хотел здесь еще только отметить, что и у *Tubifex* тоже можно проследить отделение зародышевых листов, с той только разницей, что зародышевые полоски на своем заднем конце не лежат вместе, но далеко отодвинуты друг от друга, и что на их задних концах видно не по одной большой клетке, а по три, а на более поздних стадиях — по пяти клеток, и что сами зародышевые полоски состоят из пяти продольных рядов клеток.[49]

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *LUMBRICUS*

Табл. IX, X, XI

Развитие *Lumbricus* было прослежено на *L. agricola* и на одном дождевом черве, определенном мною, как *L. rubellus* v. Gr. Первых я содержал в неволе в сырой земле подо мхом, и прошлой зимою, в январе и феврале, они отложили мне довольно много яйцевых капсул. Капсулы были величиною в 2—3‴ и всегда содержали три или четыре эмбриона, редко больше или меньше. Капсулы второго, *L. rubellus*, были мне принесены рыбаками, нашедшими их в навозе; они были гораздо меньше, и каждая содержала только одно яйцо. На первом, таким образом, я имел возможность проследить все самые ранние стадии, но на втором я не наблюдал дробления. Хитинообразная капсула наполнена жидким белком, в который отложено очень много яиц; в некоторых капсулах я мог насчитать до 40—50 и еще больше. Семенные нити тоже находят в белке, но обычно собранными в одну или две кучки. Так как белок настолько густ, что семенные нити распространяться в нем не могут, то они оплодотворяют только те яйца, которые лежат совсем близко от них. Находят также семенные кучки лежащими совсем обособленно от яиц и обычно в таком случае ни одно яйцо не развивается. В общем развиваются только те яйца, которые лежат непосредственно вблизи кучки семен-

ных нитей, другие же как неоплодотворенные постепенно погибают, причем они должны пройти различные стадии распада и гибели, которые были описаны Г. Ф. Ратцелем * как стадии дробления. У яиц, которые лежат поблизости кучки семени, через три или четыре часа после того, как капсулы отложены, наблюдается выделение направительных телец и деление яйца на две совершенно равные половинки, причем легко заметить, что деление зародышевого пузырька предшествует делению яйца (рис. 1). Затем делится один из шаров дробления и образуются три шара (рис. 2); после этого делится большой шар почти одновременно с маленькими и, таким образом, возникает шесть шаров.

При дальнейшем делении почти совершенно выравниваются различия в величине шаров дробления, и так мы получаем объект, изображенный на рис. 6.[50] С этой стадии большая кучка начинает одновременно с увеличением числа клеток несколько уплощаться, причем клетки, образующие нижнюю поверхность, теряют свой зернистый вид и становятся гораздо светлее; рис. 8 представляет эту стадию в оптическом поперечном разрезе. При этом наблюдается маленькая уплощенная полость дробления, которая на предыдущей стадии была видна только в виде простой щели (рис. 5). На этой стадии мы можем различить по расположению и строению самих клеток два клеточных слоя, или листа. Верхний слой, состоящий из клеток, содержащих зернышки, мы будем называть верхним листом, или чувствительным листом (Ф. Ремак), нижний, состоящий из клеток, лишенных зернышек, — нижним листом. Дальнейшие изменения состоят во впячивании нижнего клеточного слоя, причем оно начинается сбоку; одновременно верхний клеточный слой нарастает на нижний; возникает правильное впячивание, и отверстие последнего переходит в ротовое отверстие.

---

* Zschr. f. wiss. Zool., 1868, H. 4, Bd. XVIII.

Образование среднего листа на яйцах *L. agricola* мне проследить не удалось; взамен этого, я сделал гораздо более совершенные наблюдения над яйцами *L. rubellus*, которые здесь и приведу. На самой ранней стадии, которую я здесь наблюдал, было начало впячивания (рис. 9 и 10); на первой стадии, рассматриваемой с поверхности, видно еще очень незначительное углубление, которое ограничивается поднимающимися краями. Совсем впереди мы видим две очень большие клетки *a* верхнего листа, которые сначала просто растягиваются в длину благодаря впячиванию нижнего листа, но скоро делятся на несколько клеток (рис. 11); если мы будем наблюдать стадию в оптическом продольном разрезе, то получим рис. 10. Вверху мы находим удлиненную клетку *a*, напротив, на нижнем листе мы видим, что одна из клеток этого листа вследствие быстро происходящего здесь впячивания теряет свою связь с нижней свободной поверхностью эмбриона и смещается несколько вверх; эти условия еще гораздо яснее выражены на рис. 11 и 12, где вследствие все более глубокого впячивания, клетка *m* совершенно выступает из ряда нижнего листа и оказывается лежащей между обоими листами, где она значительно выпячивает покрывающую ее клетку верхнего листа и кажется теперь гораздо бо́льших размеров, чем на рис. 10; одновременно ее содержимое становится несколько зернистым. Я должен тут еще добавить, что такая клетка выступает из нижнего листа с каждой стороны средней линии. Мне лишь редко удавалось найти такую крупную клетку, какую я привожу на рис. 12; обычно эти клетки немногим больше, чем остальные клетки нижнего листа. Крупные клетки *a* (рис. 10) здесь уже распались на несколько клеток. Полость впячивания теперь гораздо значительнее, и, глядя снизу (рис. 11), мы замечаем ее задний слепой конец *b* и отверстие *o* (рис. 12), которое ведет в названную полость; стенка *b* состоит еще только из клеток нижнего листа.

На рис. 13 и 14 мы находим только дальнейшее развитие уже начавшихся ранее процессов; полость впячивания стано-

вится все более замкнутой и открывается наружу через щель *o*; стенка, которая лежит сзади отверстия, теперь всюду покрыта клетками верхнего листа. Клетка *m* рис. 12 здесь уже распалась на три клетки, которые лежат по обе стороны средней линии эмбриона, на его заднем конце. Рис. 15 показывает нам еще дальнейшее развитие тех же отношений, только клетки верхнего листа, ограничивающие отверстие *o*, состоят из двух рядов, и, вместо трех боковых клеток, мы находим с каждой стороны целый ряд, из которых самая большая лежит сзади, а более мелкие, которые вероятно происходят от нее, тянутся вперед до отверстия *o*.

На этом эмбрионе удалось уже сделать искусственный поперечный срез, который мы находим изображенным на рис. 16; клетки нижнего и верхнего листа образуют два концентрических слоя, между которыми на местах *mm* залегает с каждой стороны по пять клеток. Эти клетки я буду называть клетками среднего листа, или, еще короче, средним листом. Итак, и у дождевых червей образуются те же три листа, с которыми мы уже познакомились у *Euaxes*. Что же касается возникновения среднего листа, то я смог проследить его образование описанным способом лишь у *Lumbricus rubellus* Gr., а у обычного *L. agricola* я не мог выяснить образования среднего листа, которое, очевидно, происходит иначе, так как у него мы не находим крупных клеток на заднем конце зародышевой полоски, и мне показалось, при благоприятной установке яйца, что я видел непосредственное отделение среднего листа от нижнего листа, хотя это требует новой проверки, так как описанные мною процессы наблюдались в то время, когда я не мог больше раздобыть себе яиц *L. agricola*. Уже перед началом впячивания или во время его эмбрион потерял свою круглую форму и сделался сначала несколько удлиненным и уплощенным. Однако нижняя поверхность развивалась постепенно таким образом, что эмбрион, получив уже нам известную форму (рис. 15), продолжал развиваться дальше в этом же направлении, причем ротовое

отверстие оказалось лежащим целиком на спинной стороне. В то же время вокруг последнего развивается валик, состоящий из множества клеток; клетки его образуют более или менее длинную трубку (*o'* рис. 15), теперь уже ведущую к тому отверстию, которое мы на рис. 13 и 14 обозначили буквой *o* и которое является собственно входом в идущую назад кишечную полость. Эта трубка с ростом эмбриона становится все длиннее, и на рис. 23 мы видим, что из нее образовался пищевод. Из сказанного мы можем заключить, что внутренняя эпителиальная выстилка пищевода происходит не из кишечного листа, а из верхнего, или рогового, листа и что отверстие впячивания переходит не в ротовое отверстие, а в окруженное клетками кишечножелезистого листа отверстие пищевода при переходе его в кишечник.

Что касается дальнейших изменений эмбриона, то он в процессе роста все более удлиняется и обе его зародышевые полоски начинают распадаться на первичные сегменты, как мы это видим на рис. 18. Следует еще заметить, что благодаря своим мерцательным волоскам, вырастающим на брюшной стороне, эмбрион (рис. 17) начинает вращаться еще в желточной оболочке; последняя при этом разрывается, и зародыш свободно плавает в белке, причем его пищевод начинает производить глотательные движения и вся кишечная полость наполняется белком. Вследствие этого всасывания белка эмбрион сильно разрастается, особенно в своей нижней части, и клетки кишечножелезистого листа, как и клетки непосредственно здесь его покрывающего верхнего листа, скоро теряют свой цилиндрический вид и становятся мостовидным эпителием. Поперечный срез эмбриона, изображенного на рис. 18 (рис. 19), показывает нам те изменения, которые одновременно претерпевают листы; четыре средние клетки листа имеют гораздо более резкий внешний контур, чем другие, и покрываются светлым, сильно преломляющим свет слоем, на котором сидят мерцательные волоски. По обе стороны этих клеток внешний лист благодаря увеличению числа клеток становится двух-

слойным. В кишечножелезистом листе ядра клеток лежат не так близко к периферии, как на рис. 16, но занимают центр клеток, и от них во всех направлениях расходятся зернышки протоплазмы, образуя в клетке настоящую сетку; книзу, т. е. по направлению к спине, эти клетки становятся гораздо более плоскими. Средний лист теперь больше расширен, и обе его половины связаны друг с другом посредством слоя клеток. Связующая клеточная полоска в середине несколько толще. В боковых частях среднего листа клетки расположены в два слоя, и на живых экземплярах между верхними и нижними клетками среднего листа можно уже различить полость или щель.

Теперь эмбрион растет очень быстро, причем все время наполняющаяся белком кишечная полость настолько растягивает его нижнюю часть, что последняя до известной степени становится желточным мешком, на котором только наверху лежит зародышевая полоска таким образом, как это дает Р. Лейкарт для эмбрионов *Hirudo medicinalis.** Зародышевая полоска этой стадии изображена на рис. 20. Валик, окружающий рот, теперь очень сильно развит и непрерывно производит глотательные движения; задний конец червя также начинает отшнуровываться от желточного мешка. Посредине, вдоль зародышевой полоски, идет неглубокая борозда, которую можно наблюдать непосредственно на большинстве клеток как границу кишечножелезистых клеток. По обе стороны этой борозды тянутся два белых бросающихся в глаза закругленных кверху края *nn*, которые мы назовем нервными, или медуллярными пластинками; остальная боковая часть зародышевой полоски становится кнаружи все тоньше, пока ее границы совершенно не сливаются на желточном мешке; эти части разделены на определенное количество сегментов посредством ряда поперечных пластинок. Более всего развитые и крупные сегменты находятся вблизи

---

* R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten. Bd. I, 1863, S. 696.

переднего конца, — чем больше назад, тем они являются меньшими и менее выраженными, пока, начиная с задней трети, сегментация совершенно не исчезнет.

Образование диссепиментов или стенок, которые отделяют сегменты друг от друга, происходит следующим образом. Когда зародышевая полоска начала расщепляться на первичные сегменты, средний лист состоял еще из простого слоя клеток; вследствие этого возникают два ряда квадратных, несколько растянутых в ширину клеточных пластиночек, в которых только теперь начинает образовываться полость. Эта полость выступает как маленькое светлое пространство в верхней средней части пластиночки и расширяется как в стороны, так и вниз. Вначале стенки, окружающие эту полость, очень толсты, но с ростом полости становятся все тоньше; задняя стенка каждого сегмента прикасается к передней следующего, и так образуется двойная стенка, которая разделяет полости сегментов друг от друга. С развитием тканей эти стенки плотно срастаются и на многих местах образуются отверстия и дырки, посредством которых полость одного сегмента сообщается с полостью другого. Полость каждого сегмента сначала вверху совершенно замкнута стенкой, которая с ростом становится все тоньше и скоро разрывается с обеих сторон, а полости сегментов, лежащих по обе стороны эмбриона, сливаются друг с другом.

Сейчас же после развития диссепиментов в них замечается появление сегментарных органов. Их первое возникновение в передних сегментах проследить трудно, напротив, на бóльших эмбрионах гораздо легче изучать их образование, и на зародышевой полоске, приведенной нами на рис. 20, видны все стадии их развития. В первых сегментах уже совершенно развиты мерцательные сегментарные органы, вдающиеся в полость тела: чем дальше назад, тем слабее становится их развитие, и таким образом на одном эмбрионе можно проследить все стадии образования. На самых молодых сегментарных закладках видна маленькая кучка клеток (рис. 21), кото-

рые сидят на едва образовавшейся передней стенке каждого диссепимента и свободно вдаются в полость сегмента; если изобразить эту кучку точнее и при более сильном увеличении, то этого достаточно для того, чтобы распознать в ней выпячивание задней стенки диссепиментов (рис. 21, *I*) и в нем уже слабо выраженный просвет; далее, это выпячивание вырастает в удлиненный сзади, еще слепой вырост (рис. 21, *II*), и теперь появляются мерцательные реснички. Мне не удалось проследить связь или срастание слепого конца с внешней кожей, однако я могу с уверенностью утверждать, что эта связь образуется очень поздно, именно когда трубка уже сделала петлю. Я также не видал образования внутреннего воронкообразного отверстия сегментарного органа, так что мои наблюдения полны только в том отношении, что образование трубки сегментарного органа происходит из задней стенки диссепиментов или из передней стенки первичного сегмента посредством выпячивания.

Поперечный срез через заднюю треть зародышевой полоски, изображенной на рис. 20 (рис. 22), показывает нам расщепление среднего листа, утолщение верхнего в области нервной пластинки и все более выраженное уплощение клеток кишечно-железистого листа по мере их приближения к спинной части.

Эмбрион образуется дальше, при этом обрастает спинную часть; появляются также сосуды. В отношении первого пункта мы видим на рис. 23 *Lumbricus*, зародышевая полоска которого теперь больше чем наполовину обросла желточный мешок, а передняя часть полоски, включающая пищевод, уже совершенно образовалась. У этого эмбриона имеется сосудистая система; она состоит из брюшного сосуда (рис. 24, *b*) и боковых петель *q*, которые идут вдоль диссепиментов наверх, далее — из двух боковых сосудистых стволов, которые тянутся на границах распростертого на желточном мешке среднего листа и спереди переходят в спинной сосуд, лежащий на пищеводе. При расширении среднего листа и его схождении на спинной

стороне, которое начинается с переднего конца, оба сосудистых ствола, до известной степени образующие sinus terminalis, сливаются вместе, и таким образом возникает спинной сосуд.

Что касается места, где закладываются сосуды, то для главных стволов не трудно доказать, что они возникают из клеток, которые оказываются между кишечножелезистым и кишечноволокнистым листом и происходят от одного из этих листов (рис. 25). Поперечные стволы образуются на тех местах, где обе стенки диссепиментов соприкасаются с кишечножелезистым листом; отсюда зачатки сосудов выпячивают кишечножелезистый лист в виде складки, которая, окружая сосуд, образует его мускульную систему. Я должен здесь упомянуть, что от сосуда, обозначенного как sinus terminalis, продолжаются дальше вниз маленькие стволы, которые, по моему мнению, должны быть рассматриваемы как выросты уже образовавшегося сосуда, так как средний лист не распространился еще так широко. Хотя я не наблюдал эпителия в сосудистых стволах *Lumbricinea*, вряд ли можно сомневаться в его присутствии, так же как и в описанном образовании более крупных сосудов, которое так полно совпадает с тем же самым процессом у позвоночных животных. Относительно возникновения капилляров и более тонких петель я не имею никаких наблюдений. Параллельно со схождением среднего листа на спинной стороне эмбриона дождевого червя и с постепенным утолщением спины происходит образование щетинок, и эмбрион приближается, таким образом, к своему вылуплению.

Чтобы показать те изменения, которые претерпевают листы во время смыкания среднего листа на спинной стороне, я привожу здесь три поперечных среза эмбриона соответствующей стадии. На его заднем конце листы обнаруживают почти то же самое положение, которое мы находим на рис. 22; на двух других, именно на рис. 27 и 28, которые взяты один из середины эмбриона, а другой из его переднего конца вблизи впадения пищевода в кишку, мы видим, что нервная система,

которая в заднем конце эмбриона еще лежит в области верхнего листа (рис. 26), в середине последнего (рис. 27) уже отделяется от верхнего листа и спереди покрыта сверху мускульными клетками кожноволокнистой пластинки. Особенно бросается в глаза значительное развитие среднего листа и многостороннее расположение клеток как в кишечноволокнистой, так и в кожноволокнистой пластинке. На поперечном срезе (рис. 28) под ганглием видны три сильно преломляющих свет тела, которые соответствуют широкой нервной нити Лейдига. В настоящее время я занимаюсь их развитием у *Lumbricus* и надеюсь в скором времени обнародовать дальнейшие результаты относительно этого пункта.

ОБЗОР И СРАВНЕНИЕ РАЗВИТИЯ ЧЕРВЕЙ

После того как мы ознакомились с процессами развития *Sagitta*, *Euaxes*, *Lumbricus*, а также с главными чертами развития пиявок, можно окинуть взглядом, каковы те общие черты, которые мы находим в развитии этих животных, и насколько описанные процессы развития совпадают друг с другом.

Общей исходной точкой нам могут служить зародышевые листы и особенно д в а первых, из которых верхний у всех типов играет одинаковую роль и развивается также одинаковым образом. Поэтому мы можем его рассматривать как образование, свойственное абсолютно всем, и, следовательно, с е н с о р н ы й, или ч у в с т в и т е л ь н ы й, л и с т у *Sagitta*, *Lumbricinea*, пиявок, *Euaxes* и *Tubifex* и д е н т и ч е н как по своему образованию, поскольку он всегда образуется только из первых верхних клеток, так и по своей дальнейшей судьбе, потому что во всех рассмотренных нами случаях из него возникает кожа и нервная система.

Что касается второго, первичного нижнего, листа, то мы также встречаем одно и то же у всех исследованных нами

червей. Из этого второго первичного листа развивается кишечный канал, так же как мускулы тела и кишечника. По своему строению и участию в образовании внутренних органов он бывает двух типов. Самый простой тип — при образовании внутренних органов из нижнего листа — мы встречаем у *Sagitta*; у нее все внутренние органы образуются посредством простого образования складок нижнего листа, причем средняя (табл. I, рис. 5, *f*) складка образует трубку кишечножелезистого листа, внутренняя стенка боковой складки, непосредственно прилегающая к кишечнику, образует кишечноволокнистую пластинку, а внешняя стенка, которая прилегает к верхнему листку, — кожноволокнистую пластинку; таким образом, никакой новый лист не образуется, но волокнистые пластинки возникают из первичного нижнего листа.

У исследованных нами червей нижний лист не образует непосредственно волокнистых пластинок, но возникает особый слой клеток — средний лист, путем расщепления которого образуются кожно- и кишечноволокнистые пластинки. Образование этого среднего листа происходит различным образом, и если, как у *Lumbricinea*, первичный нижний лист состоит из одного ряда клеток, то из него выступают либо две лежащие сзади внешние клетки (табл. IX, рис. 10 и 12), либо на невральной стороне листа отделяются два ряда клеток, которые представляют собою средний лист. Эти два ряда образуют две удлиненные кучки клеток среднего листа и могут появляться очень рано или также очень поздно, в зависимости от того, происходят ли клетки, которые образуют этот лист, непосредственно из шаров дробления (*Euaxes*) или отделяются позднее от нижнего листа уже плавающей посредством мерцательных ресничек личинки. Этот средний лист, который собственно определяет в первый период развития форму зародышевой полоски у пиявок и олигохет, состоит исключительно из средних, или образующих мускулы, клеток. Медуллярные, или нервные, пластинки появляются у червей как у более

низкого типа много позже, чем у членистоногих и позвоночных, и не имеют в начале никакого влияния на форму зародышевой полоски. Из этого среднего листа путем расщепления возникают две пластинки, из которых верхняя образует кожноволокнистую, нижняя — кишечноволокнистую пластинку. В других случаях, именно когда, как у *Euaxes*, нижний лист состоит из ряда крупных, наполненных желточными зернами клеток, от него также отделяется несколько клеток (табл. VI, рис. 26), которые образуют средний лист и дальнейшая судьба которых совпадает совершенно с тем, что бывает у *Lumbricinea*.

Обрастание кишечножелезистых клеток у *Euaxes* мы можем сравнить с тем же самым процессом у *Lumbricinea* и *Sagitta*, только сильное развитие нижнего листа у *Euaxes* не допустило впячивания, и клетки верхнего листа вынуждены были обрастать крупные нижние клетки. Одним словом, обрастание крупных клеток кишечножелезистого листа у *Euaxes* и впячивание у *Lumbricinea* следует, по-моему, рассматривать как различные крайности, как ступени одного и того же процесса.[51] Ведь впячивание возможно лишь тогда, когда клетки верхней половины сильно увеличиваются в количестве и занимают более значительное пространство, а те, которые впячиваются, размножаются мало или совсем не размножаются.

Гораздо больше трудностей в этом отношении представляет сравнение пиявок с другими червями, в особенности *Nephelis*, так как у *Clepsine* процессы развития зародышевой полоски в значительной мере совпадают с таковыми у *Euaxes* и *Tubifex*. Для того чтобы понять образование клеток зародышевых листов у *Nephelis*, мы должны рассматривать первые четыре маленькие клетки (Rathke. Beiträge zur Entw. der Hirundineen, Taf. I, Fig. 10, 13, *f*) как верхний лист. Что же касается обособления первичного нижнего листа, т. е. четырех больших шаров дробления, то аналогия с *Euaxes* будет нам понятна лишь тогда, когда мы сравним зародышевые кишечножелезистые клетки *Euaxes* с клетками *gg* (рис. 15, табл. I,

Ратке) *Nephelis* и остальные, или клетки больших шаров дробления *Nephelis*, — с клетками *hl* (рис. 26, табл. VI) *Euaxes*.

Что касается обрастания клетками верхнего листа и образования зачатка пищевода из верхнего листа, то это происходит сходным образом, как у *Euaxes*. На этом основании я нахожу соответствие не только в зародышевых листах *Lumbricinea*, пиявок, *Tubifex* и *Euaxes*, но также и в их образовании, так как наблюдаемые при этом различные процессы представляют, как я уже сказал раньше, разные ступени одного и того же общего процесса обособления двух первичных зародышевых листов, обрастание нижнего листа верхним и образование мускулов или непосредственно из клеток нижнего листа, или после предварительного возникновения мускульного листа из нижнего.

Если мы теперь сравним развитие описанных нами червей с развитием других животных, то нам особенно бросается в глаза аналогия зародышевых листов с таковыми позвоночных животных, вплоть до отдельных деталей; те же самые два первичных листа, которые играют главную роль в развитии червей, представлены также и у позвоночных; как у одних, так и у других средний лист появляется лишь впоследствии. Судьбы листов и закладки органов чрезвычайно совпадают, вплоть до отдельных процессов. Образование сосудов между кишечножелезистым листом и кожноволокнистой пластинкой (табл. XI, рис. 25), возникновение сегментарных органов (табл. X, рис. 21), которые совпадают с описанным Розенбергом (Rosenberg) у щуки образованием первичных почек, и, наконец, образование нервных ганглиев из среднего утолщения верхнего листа, — все это процессы, которые позволяют провести параллель. Ниже мы увидим, что оба первичных листа червей можно сравнить с таковыми насекомых, а среди других типов животных мы находим похожие листы в развитии асцидий, которые в отношении своего развития представляют наибольшую аналогию с позвоночными животными. Основа-

ния к этому были мною разобраны в моей статье * 1866 г. и разработаны мною дальше во время моего пребывания в Триесте и Неаполе в 1867 г.

Мои новые исследования [52] показали только, что отверстие впячивания переходит на спинную сторону яйца и образующаяся вокруг отверстия борозда замыкается в спинную борозду. Из образованного путем впячивания слоя клеток возникает кишечная трубка, а из простирающегося на спину продолжения этого слоя образуется нервная, или чувствительная, трубка. Далее я наблюдал, что при разрастании хорды связь между обеими трубками теряется и, как правильно показывают рис. 18 и 19 моей прежней работы, мускулы хвоста развиваются из непосредственного продолжения тех клеток, которые составляют нижний лист. Г-н И. Мечников,** который в 1868 г. также занимался развитием асцидий, подтвердил мои данные о происхождении хорды и мускульного листа, или, как я их назвал, мускульных клеток, из нижнего листа, но выступил против моих данных о развитии нервной системы, причем считал ее образовавшейся из того же самого листа, из которого происходят хорда и мускулы. После новой проверки я остался, однако, при своих прежних взглядах в отношении этого пункта и произвожу как чувствительный лист из замыкающейся на спинной стороне трубки, так и возникновение хвостового ганглия из верхнего листа, т. е. от тех клеток, которые отчасти лежат непосредственно на клетках, образующих хорду, отчасти несколько позади них, т. е. на месте задней стенки спинной борозды, переходящей ниже в первичную кишечную полость.

Хотя И. Мечников утверждает, что отверстие впячивания переходит в ротовое, это положительно неверно. Ротовое отверстие спинной трубки (рис. 20 моей работы) *** является

* Entwickelungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. de l'Acad. des Sci. de St. Petersb., série VII, t. X, No 15.

** Bull. de l'Acad. de St. Petersb., 1868.

*** Entwickelung der Ascidien. Taf. II.

последним следом замыкающейся нервной, или спинной, трубки. У *Amphioxus*, как это доказали мои новейшие исследования, отверстие впячивания переходит также на спину, и окружающие его края сливаются с краями спинной борозды таким образом, что возникает непосредственная связь между трубкой кишечножелезистого листа и нервной трубкой, что мной было найдено также у поперечноротых и лягушки и оказалось также справедливым для осетровых. Развитие внутренних органов сагитты, *Lumbricus* и асцидий показывает нам большое совпадение, так сказать, тот же самый тип, т. е. непосредственное образование волокнистых пластинок из клеток нижнего листа. У сагитты это две боковые складки, которые образуют волокнистую пластинку, у асцидий — обе боковые задние части того же листа, а у *Lumbricus* — две задние клетки нижнего листа.

Из других моллюсков [53] я проследил образование кишечножелезистого листа путем впячивания пузыря бластодермы у *Atlanta Peronii* и наблюдал происхождение мозговых пузырей и нервной системы из верхнего листа, но не мог получить никаких данных относительно образования среднего листа.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *HYDROPHILUS PICEUS* [54]

Таблицы XII, XIII, XIV, XV, XVI

Hydrophilus откладывает свои яйца в особые коконы, которые снабжает воздухоносной трубкой и прикрепляет под листьями *Potamogeton*.

Все яйца окружены сетью перекрещивающихся нитей и стоят всегда вертикально — концом головки кверху. У яиц, которых я находил, бластодерма всегда была уже образована

и состояла из ряда сначала довольно плоских клеток, позднее делающихся цилиндрическими.

Хотя очень трудно определить известные периоды развития, так как развитие происходит во всех органах без задержки, я все же решаюсь сохранить подразделение на периоды ради удобства, которое оно дает при описании.

Поэтому я разделю развитие *Hydrophilus* на три главных периода, из которых первый продолжается до полного образования зародышевой полоски и эмбриональных оболочек, второй охватывает время от образования конечностей и возникновения кишечножелезистого листа до образования спинной пластинки и разрыва эмбриональных оболочек, а третий включает полное развитие личинки и замыкание кишечных стенок на спинной стороне желтка.

Первый период развития

Первое изменение, которое я наблюдал в бластодерме, состояло в ее утончении на спинной стороне и утолщении на брюшной стороне, причем клетки последней становились довольно высокими цилиндрическими клетками, а клетки спинной стороны становились чем-то вроде мостовидного эпителия.

Образование эмбриона происходит на заднем конце его брюшной стороны и состоит из двух почти параллельных утолщений бластодермы (табл. XII, рис. 1), которые образуют род щита, оба края которого скоро выступают гораздо яснее (рис. 2) и переходят друг в друга на переднем и заднем концах; на дне желобка заметно от 10 до 12 поперечных полосок, которые, может быть, надо рассматривать как зачатки позднейших сегментов. Приблизительно через час края щита расширяются также и на заднем конце, где они, переходя друг в друга, ограничивают на заднем полюсе яйца округлое центральное углубление (табл. XIV, рис. 18); теперь края начинают подниматься в середине и располагаются довольно близко

друг к другу (табл. XII, рис. 3, *d*), подобно тому как и на заднем конце желобка. Далее при исследовании заднего полюса яйца оказывается, что задний край *a* (табл. XIV, рис. 18) начинает приподниматься в складку. Когда теперь желобок замыкается на заднем конце, то его края теряют связь с краями складки, которые теряются в двух параллельных утолщениях (рис. 4, *d*), расположенных спереди по бокам желобка. Эти утолщенные места бластодермы, которые (рис. 3) окружают эмбриональную закладку, являются не чем иным, как зачатками образующейся здесь позднее складки эмбриональных оболочек. Как поднятые края желобка, так и полоски *d* — зачатки складок эмбриональной оболочки — состоят из цилиндрических клеток, ставших только значительно более высокими, и нигде не наблюдается увеличения числа клеток или образования двух слоев клеток. Замыкание желобка исходит из двух точек — из середины области буквы *d* и на заднем конце *a* (рис. 3). Замкнутый в задней части сверху желобок, который теперь образует трубку, очень быстро растет назад, причем он изгибается на спинной стороне и достигает переднего конца складки *a* (табл. XIV, рис. 18). Врастая все дальше в желток, желобок оттесняет складку *a* в известной степени кверху и последняя оказывается на рис. 4 действительно продолжающейся на брюшной стороне яйца.

Подобный процесс наблюдался Н. Вагнером у *Gastrophysus*. Но этот исследователь принимал замыкание трубки за образование задней кишки. Я соглашался с этим сначала, когда я впервые увидал это образование у *Hydrophilus*, пока дальнейшие более точные и проведенные при помощи поперечных срезов исследования не познакомили меня с совсем иной и неожиданной судьбой образовавшегося таким образом желобка. Составляющие его клетки образуют именно первичный нижний лист зародышевой полоски, причем просвет трубки, как мы это увидим позднее, совершенно исчезает.

Замыкание желобка идет из середины от заднего конца вперед, и на рис. 4 мы видим, что края желобка уже почти

всюду сошлись и только на переднем конце еще остается довольно широкая щель. Хвостовая складка, которая здесь появляется на брюшной стороне яйца, покрывает задние сомкнувшиеся края желобка и, распространяясь вперед в утолщенные места бластодермы, образует с ними и с передним концом эмбриона ясную белую кайму (рис. 4, *d* и *e*); при дальнейшем росте изменяется также и хвостовая складка, причем она распространяется дальше вперед, ее передние зачатки (рис. 5) выступают яснее и наконец, тоже соединяются в одну складку (рис. 6); вследствие этого она ограничивает на переднем конце овальное отверстие, через которое еще виден эмбрион. На другой, еще больше продвинувшейся вперед стадии (рис. 7) отверстие все более сужается нарастающей со всех сторон складкой, пока наконец, не замыкается совершенно. На стадии рис. 5 и еще яснее на последующих начинается образование головных лопастей, которые вначале проявляются лишь как нижние или внутренние части утолщенных мест бластодермы, из которых позже образуются эмбриональные оболочки. Так как складка эмбриональных оболочек поднимается целиком у краев головных лопастей, то вся закладка здесь несколько шире. На рис. 7 они показываются по сторонам яйца, а на еще более поздней стадии (рис. 8) покрывают передний конец яйца и даже переходят сами на спинную сторону.

Что касается заднего конца эмбриона, то на рис. 3 мы нашли его полностью продолжающимся на задний конец яйца; но так как эмбрион при дальнейшем развитии одновременно растет вперед и назад, его задний конец должен обрасти задний конец яйца и перейти на спинную сторону, причем он обычно оставляет поверхность яйца, врастает в желток и образует здесь таким образом род внутренней з а р о д ы ш е в о й п о л о с к и.

Это те изменения, которые можно видеть при развитии зародышевой полоски снаружи; если же мы хотим знать, что́ происходит под наружной поверхностью эмбриона и что́ получилось из замкнутого желобка, то мы должны обратиться

к срезам, так как на совершенно непрозрачном яйце *Hydrophilus* совсем ничего не видно.

Таким образом, мы обращаемся к описанию поперечных срезов предыдущих стадий развития. Поперечный срез через яйцо перед образованием зачатка эмбриона показывает нам, что бластодерма всюду состоит из одного ряда клеток. Срезы рис. 1 и 2 настолько совпадают, что мы можем удовлетвориться таковым рис. 2; разница заключается только в том, что края *r* (рис. 20) на поперечном срезе рис. 1 гораздо менее выражены.

Из стадии рис. 3 я привожу поперечный срез, который проходит через то место, где стоит буква *d*. Мы видим (рис. 21), что здесь края желобка значительно сдвинулись и клетки, которые образуют дно желобка, приняли длинную, книзу очень расширенную цилиндрическую или коническую форму.

Поперечные срезы рис. 4, 5 и 6 настолько совпадают в отношении закладки эмбриона или зародышевой полоски, что для объяснения этих стадий я считаю целесообразным привести поперечный срез зачатка головы эмбриона рис. 6 и два поперечных среза средней и задней частей того же эмбриона рис. 5. Рис. 22 показывает поперечный срез через зачаток головных лопастей эмбриона рис. 6. По сторонам мы видим обе складки бластодермы *f*, которые образуют эмбриональные оболочки; внутри мы находим незамкнутый здесь желобок, клетки которого настолько распространились под внешним листом, что они образуют здесь род второго листа,[55] так как они уже больше не цилиндрические, а в большинстве шестиугольные или даже закругленные на краях; они лежат в два или три ряда. Верхний лист вблизи желобка несколько тоньше, чем на местах, которые уже покрыты боковыми складками и которые представляют зачаток головных лопастей.

Поперечный срез стадии рис. 5, в области буквы *a*, дает нам другую картину (рис. 23). Здесь мы, во-первых, видим, что края боковых складок эмбриональных оболочек уже сошлись и образуют двуслойные оболочки, из которых внешняя *s*, состоящая из ряда плоских клеток, непосредственно пере-

ходит в те клетки бластодермы, которые окружают желток со спины, а внутренняя *a*, состоящая из цилиндрических клеток, переходит в ту часть бластодермы, которая образует верхний лист зародышевой полоски. В середине последней мы видим желобок, края которого теперь совсем близко подошли друг к другу и дно и стороны которого состоят из двух или трех рядов клеток. Они имеют форму шестиугольных, но сильно вытянутых в длину клеток. Поперечный срез (рис. 24) из заднего конца эмбриона стадии рис. 5 показывает нам почти то же самое, что предыдущий рисунок, только между обеими эмбриональными оболочками вошел желток и, кроме того, на этом поперечном срезе мы дважды встречаем зародышевую полоску, что без сомнения доказывает, что она лежит на заднем конце яйца и еще продолжается на спинной стороне эмбриона.

Для того чтобы узнать дальнейшую судьбу замыкающегося теперь желобка, нам нужно только рассмотреть поперечные срезы из средней части стадий рис. 6 и 7 (рис. 25). Здесь мы находим, что клетки, которые образуют замкнутый желобок, теряют свою цилиндрическую форму, закругляются и довольно свободно лежат друг около друга. Те клетки, которые образовывали края желобка, претерпевают те же самые изменения и входят, как это уже можно заключить из их общего вида, в образующийся из округленных клеток замкнутого желобка второй лист.[56] На срезе (рис. 26) через эмбрион рис. 8 мы находим оба листа совершенно отделившимися друг от друга. Верхний лист все еще состоит из одного ряда цилиндрических клеток, нижний — из двух, в некоторых местах — из трех рядов кругловатых или угловатых клеток. Эти оба листа, которые образуют зародышевую полоску, снаружи покрыты обеими эмбриональными оболочками, более тонкой внешней, которую мы, по предложению Ильи Мечникова, будем называть серозной оболочкой, и внутренней, которую будем называть амнионом (Embriologische Studien an Insecten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 16).

Из выше сказанного уже ясно, что второй, или нижний, лист возникает из верхнего или из клеток бластодермы, образовавших замкнутую трубку, клетки которой округляются и распадаются в виде слоя, или листа, или как на переднем конце рис. 6, где желобок не замыкается в трубку, нижний лист возникает таким образом, что клетки, образующие дно желобка, округляются и расходятся. Один способ образования совершенно постепенно переходит в другой, и мы можем с полной достоверностью утверждать, что второй лист возникает непосредственно из клеток бластодермы, что клетки бластодермы, значит в известной степени эпителиальные клетки, переходят в образование второго, т. е. главным образом мускульного листа.[57] Чтобы покончить со стадиями образования зародышевой полоски мы должны еще обсудить появление сегментации. Уже на рис. 2, следовательно, при первом образовании желобка или щита, можно было наблюдать появление сегментации. На рис. 2 можно было заметить 10—12 зачатков сегментов, однако с особой ясностью они выступают лишь тогда, когда эмбриональные оболочки уже покрывают значительную часть эмбриона; именно на стадии рис. 5 можно различить не только несколько сегментов, но и совершенно ясно так называемые головные лопасти. При дальнейшем росте эмбриона это становится еще более ясным, и на рис. 6, кроме сегментов, которые просвечивают через эмбриональные оболочки, мы видим еще два боковых расширения зародышевой полоски, которые тоже сохраняются почти во время всего развития.

Переднее расширение образует головные лопасти, в то время как нижнее, или заднее, представляет три туловищных сегмента, на которых после развиваются конечности. На рис. 6 и 7 мы видим закладку всех сегментов, которые потом лишь развиваются дальше; число последних увеличивается до 16 и 18; я думаю, что в первом случае два задних сегмента пока погружены в желток и потому еще не видны на поверхности. Борозды, которые сначала намечают границы сегмен-

тов, делаются все явственнее и глубже, так что на рис. 8, 9 и 10 они достигают своего наибольшего развития и после всегда становятся немного менее ясными. Между четырьмя передними сегментами, сливающимися в головной сегмент, они совершенно исчезают. На рис. 8 мы видим, что зародышевая полоска не только занимает всю брюшную сторону яйца, но также переходит на переднем и заднем концах яйца на его спинную сторону. У того самого эмбриона, у которого эмбриональные оболочки лишь едва сомкнулись, мы уже видим первые процессы образования конечностей, а именно на восьми верхних сегментах (не считая первого сегмента головных лопастей). Пять последних — самые широкие и значительно приподнимаются на своем заднем конце. На границе головных лопастей с каждой стороны появляется утолщенная полоска — первый зачаток щупалец.

Этим мы заканчиваем первый период развития *Hydrophilus*, который охватывает образование зародышевой полоски и эмбриональных оболочек. Он обычно происходит в течение 24 часов следующим образом. Коконы откладываются ночью, а утром, приблизительно около 9 часов, образуется первая закладка желобка; к 2 часам пополудни желобок уже замкнулся, и хвостовая складка переходит на брюшную сторону. До вечера можно наблюдать стадии, которые изображены на рис. 5, 6 и 7 табл. XII, последнюю лишь очень поздно. Остальные в течение ночи идут дальше, и на следующее утро получаются уже эмбрионы с развитыми конечностями. Если мы хотим наблюдать стадии, которые прошли в течение ночи, то следует только поместить принесенные утром коконы в холодное помещение, например в погреб; этим можно растянуть первый период на два дня.

Перед тем как обратиться ко второму периоду развития *Hydrophilus*, я бы хотел разобрать перед читателем, как следует понимать остаток первичной бластодермы, который покрывает спинку эмбриона и представляет непосредственное продолжение серозной оболочки.

Можем ли мы рассматривать как серозную оболочку только ту часть, которая лежит над зародышевой полоской, или также ту, которая покрывает спинную часть желтка, если она, как это выяснится позднее, тоже принимает участие в образовании спинной части зародыша? Во всяком случае это зависит от точки зрения: один скажет, что это бластодерма, которая с самого начала покрывает спинную сторону яйца и эмбрион, и так и должна быть понимаема, другой, основываясь, например, на рис. 24, будет ее толковать как непрерывную оболочку, которая не дает никаких оснований для какого-либо подразделения, и примет ее за серозную оболочку; я, со своей стороны, опираясь на тот факт, что у бабочек, пчел и других насекомых спинная часть бластодермы без сомнения переходит в серозную оболочку, которая не принимает никакого участия в образовании спинной стороны эмбриона, высказываюсь за то, что спинную часть бластодермы у *Hydrophilus* следует рассматривать как серозную оболочку, которая принимает участие в образовании спины. Ведь рассматриваем же мы серозную оболочку или Decidua (по Рейхерту) морской свинки как серозную оболочку или Decidua, несмотря на то, что из нее образуется кишка; или мы назовем ее у пилидия серозной оболочкой, хотя и у него из нее развивается кишечник; поэтому я не нахожу основания не рассматривать спинную часть бластодермы как серозную оболочку лишь потому, что она принимает участие в построении спины зародыша.

Второй период развития

Второй период развития охватывает образование зачатков органов из обоих зародышевых листов, возникновение конечностей, до разрыва эмбриональных оболочек, покрывающих зародышевую полоску. Уже в конце первого периода мы видели, что задняя часть передних сегментов поднялась и что эти сегменты отличались этим от сегментов, лежащих сзади. Во время этого периода, особенно в начале образования конеч-

ностей, зародышевая полоска сокращается столь значительно, что ее головной и хвостовой концы не только переходят на брюшную сторону яйца, но еще более или менее не доходят до его концов (рис. 10) и лишь позднее, после развития конечностей, переходят на спинную сторону. Это сокращение, очевидно, происходит у всех насекомых, обычно с той стадии, на которой из двух первых листов, из соответственно подготовленного материала, начинают образовываться органы и конечности. Рис. 9 показывает нам первую стадию этого периода развития и, что в особенности характеризует эту стадию, появление конечностей и разделение зародышевой полоски на *нервные*, или *медуллярные*, *пластинки* и *боковые пластинки*.

Первые четыре сегмента мы можем рассматривать как головные, три следующих — как туловищные и последние — как хвостовые сегменты. На следующей стадии появляются конечности и образуется ротовое отверстие; при этом передний конец зародышевой полоски уже полностью лежит на брюшной стороне яйца. Положение конечностей лучше видно на рисунке, чем из описания; особенно развита вторая пара максилл, но четвертая пара ножек представляется в виде бугорков. От закладки пятой пары не осталось больше следа. Ротовое отверстие возникает вследствие происходящего здесь впячивания; его врастающие в глубину края образуют пищевод. В середине зародышевой полоски, вдоль всей ее длины, видно маленькое углубление, которое окружено двумя несколько выпуклыми краями. Задний сегмент еще не вполне перешел на брюшную сторону яйца, что, очевидно, связано с тем, что до сего времени процессы образования происходили особенно энергично на переднем конце эмбриона. Следующая приведенная нами стадия показывает, что задний конец зародышевой полоски теперь полностью перешел на брюшную сторону и характеризуется образованием семи пар довольно глубоких впячиваний внешней кожи на брюшных сегментах. Каждое впячивание окружено широким валом, который

занимает почти весь сегмент. У того же эмбриона уже образовался anus и короткая задняя кишка, которые следует рассматривать, как и ротовое отверстие с пищеводом, как впячивание наружного листа. Края среднего углубления, или желобка, теперь тоже обнаруживают известное дифференцирование, соответственно дальнейшему образованию сегментов. Именно, они расщепляются посредством нескольких слабых, идущих изнутри борозд, или углублений, на столько отделений, сколько имеется сегментов. Эти белые полосы собственно являются медуллярными пластинками, и их расщепление соответствует распаду последних на зачатки ганглиев.

Что касается дальнейшего развития эмбриона, то оно характеризуется дальнейшим развитием заложенных органов. На рис. 11 мы находим эмбрион, у которого число сегментов уже возросло до 11 пар, причем в последнем грудном и первом брюшном сегментах еще образовались две новые пары отверстий стигм. Зачатки конечностей здесь представляются как слабо развитые членистые массы; пара ножек на первом брюшном сегменте быстро уменьшается. Отверстия стигм переместились ближе к краям зародышевой полоски и стали гораздо меньше, и их выпуклые края с внешней стороны почти совершенно исчезли, чтобы в известной мере собраться на внутренней стороне в виде маленьких бугорков (рис. 11, *h*). Бугоркообразные выросты на внутренней стороне видны только на брюшных сегментах; напротив, на грудных сегментах, где конечности уже заложены, от них не осталось и следа, а на первом брюшном сегменте этот бугорок сливается со слабо развитым здесь зачатком конечности. Медуллярные пластинки теперь ясно стали парными ганглиообразными утолщениями, которые связаны более тонкими парными полосками. Головные лопасти уже начинают обрастать передний конец яйца. Верхняя губа *ob* имеет вид ясного парного органа. Щупальцы совершенно ясно сформированы, и ротовые части начинают распадаться на членики, причем каждая все больше и больше принимает свою окончательную форму.

Зачатки нижней челюсти и нижней губы значительно удлиняются и являются трехчленистыми.

У эмбриона на рис. 12 мы находим те же самые органы еще более продвинувшимися в своем развитии. Зародышевая полоска уже значительно простирается в ширину и почти вполне покрывает брюшную сторону яйца. Отверстия стигм лишь едва видны, а бугорковидные образования выражены яснее. Как мы видим, нижняя челюсть и нижняя губа распадаются на две части; первый сегмент становится широким и листообразным, другие зато вытягиваются в длину. Средняя линия, особенно на грудных и головных сегментах, сильно углубляется, и здесь образуется глубокий желобок. На брюшке этот желобок слабо выражен, однако границы сегментов видны очень ясно. Этим заканчиваются изменения, которые видны снаружи во время второго периода и которые претерпевает зародышевая полоска во время своего положения на брюшной стороне яйца.

Обратимся к изменениям второго листа, из которого состояла зародышевая полоска рис. 8. Поперечный срез эмбриона рис. 9 показывает те же самые отношения, только он отличается несколько большей шириной и небольшим размером клеток второго листа. Напротив, поперечные срезы эмбриона рис. 10 уже значительно отличаются. На всех мы находим эмбриональные оболочки гораздо более тонкими; также верхний листок особенно утолщен на тех местах, которые я назвал медуллярными пластинками, и даже в грудной области он является двухслойным.

Поперечный срез (рис. 29) через эту область показывает способ закладки конечностей. Мы видим, что они состоят из выпячивания внешнего листа, которое полностью заполнено клетками нижнего листа. Второй лист всюду довольно тонок и загибается по обоим своим краям книзу или образует складку, которая окружена почти цилиндрическими клетками. Эта складка огибает полое пространство h, и клетки под ним распространяются на желток по направлению к средней линии,

что еще гораздо яснее видно на срезах через брюшную область того же эмбриона. Чем больше клетки, лежащие под полым пространством, приближаются к средней линии тела, тем площе они становятся, пока, наконец, совершенно не исчезнут. Обратимся теперь к поперечному срезу (рис. 27), проведенному через такое место брюшка, на котором мы не находим впячивания для образования стигм. Верхний лист здесь, даже на медуллярных пластинках, состоит из одного слоя клеток, зато нижний, за исключением того места, где его клетки окружают полость *h* и являются цилиндрическими, состоит из округлых и угловатых клеток, причем следует еще заметить, что нижний лист, вследствие своего более скорого роста по краям или по другим причинам, разрывается посередине таким образом, что желток здесь непосредственно примыкает к верхнему листу. Поперечный разрез рис. 28 идет через впячивание для образования стигм; здесь мы совершенно ясно видим поперечный разрез вала. Внешний лист, как и его впячивания, состоит только из одного ряда цилиндрических клеток. На поперечном разрезе эмбриона рис. 11 мы находим (рис. 30) главным образом изменения в верхнем листе. Из зачатка медуллярных пластинок отделяются два тяжа клеток внешнего листа, представленных на поперечных срезах кучкой клеток, которые еще полностью лежат в области верхнего листа. Между обоими зачатками ганглиев вдвигается еще верхний лист, состоящий из довольно крупных клеток. Впячивания стигм превратились в значительные пластинки.

Нижний лист только тем отличается от того, который мы видели раньше, что его клетки, лежащие под боковой полостью *h*, не только несколько дальше распространились на желток, но и расщепляются на два слоя, на нижний *db*, который непосредственно прилегает к желтку, и на верхний *df*, который все еще образует нижнюю стенку полости. Поперечные срезы эмбриона рис. 12 (рис. 31, 32 и 33) отличаются от предыдущих как дальнейшим развитием заложенных в прежней стадии органов,

так и образованием стенок кишечника. Далее мы видим здесь и полное отделение ганглиев от верхнего листа, причем от последнего тянется до середины ганглия глубокий, ограниченный тонкими стенками желобок, нижние клетки которого непосредственно переходят в клетки ганглия. Также подвинулось дальше распространение трахейного ствола. Второй лист на поперечных срезах из середины эмбриона еще не отличается от изображенного на рис. 30. Поперечные срезы (рис. 32 и 33), взятые из задней части эмбриона, показывают образование стенок кишечника и места впадения мальпигиевых сосудов. На поперечном срезе (рис. 32) мы видим вполне отделившийся ганглий и находим еще на втором листе лежащие кнаружи полости *h*, нижние стенки которых уже раньше распались на два слоя. Нижний слой клеток *db* образует кнаружи кучку из нескольких клеток, которые, непосредственно прилегая к желтку, направляются внутрь к средней линии, становясь при этом все более плоскими, и, наконец, исчезают, не покрывая полностью желтка снизу. Клетки *df*, которые образуют собственно дно полости *h*, также тянутся внутрь, но, так как по пути они встречают мальпигиевы сосуды, они распадаются здесь на два ряда клеток, которые окружают сосуды, и, пройдя еще дальше небольшое расстояние, распространяются, как простой ряд клеток *r*, на клетки, непосредственно покрывающие желток.

Мальпигиевы сосуды представляются здесь, при рассматривании с поверхности, двумя многократно завитыми трубками, обороты которых мы много раз встречаем также и на срезах. На поперечном срезе рис. 33, проведенном еще дальше назад, мы видим также впадение мальпигиевых сосудов в кишечник. Рисунок тем более интересен, что он впервые показывает нам полное обрастание желтка снизу. Так как это рисунок поперечного среза, который следует непосредственно за приведенным на рис. 32, то он тоже дает нам ключ для разъяснения отдельных частей, которые иначе были бы непонятны. Здесь мы видим, что клетки, которые покрывают желток, являются

непосредственным продолжением клеток *db* (р. с. 30, 31 и 32) и что они здесь безусловно образуют кишечножелезистый лист; далее мы можем также утверждать, что клетки, которые окружают поперечные срезы мальпигиевых сосудов и направляются дальше внутрь, к кишечножелезистому листку, являются не чем иным, как распространяющимися клетками *df* рис. 32. Так как эти клетки образуют мускульный слой кишечника, то мы можем их назвать кишечноволокнистым листом.[58] На верхнем конце рис. 33 еще виден слабый остаток полости *h*.

Этим описанием мы собственно заканчиваем второй период развития; но прежде чем итти дальше, я считаю нужным сказать здесь еще кое-что об образовании трахей. Из впячиваний, первое возникновение которых мы видели на рис. 10, возникают не только отверстия стигм, но все более крупные трахейные стволы. Мы видим, что карманы, образованные посредством впячивания, встречаясь со вторым листом, распространяются на нем и это распространение идет не только вширь, но и в длину, так что уже у эмбриона на рис. 12 дно каждого впячивания приняло удлиненную овальную форму и впячивания соседних сегментов почти соприкасаются. Напротив, у эмбриона, изображенного на рис. 13, образованные в каждом сегменте посредством впячивания трахеальные карманы слились в тянущийся вдоль каждой стороны тела ствол. На поперечных срезах этого эмбриона мы встречаем также меньшие, выросшие из больших боковых трахейных стволов, стволики, которые идут к нервной и мускульной системе, т. е. к брюшной и спинной сторонам. Рис. 37 показывает такую ветвь, направленную книзу; похожую мы встречаем также на поперечном срезе эмбриона рис. 13. Что касается мальпигиевых сосудов, то они возникают сразу после возникновения задней кишки, быть может как выпячивания кишечножелезистого листа, так как они впадают в едва заложенную кишечную полость в то время, когда желток снизу еще не замкнут. Они растут очень быстро и многократно извиваются.

Чтобы окончательно покончить со стадиями этого периода развития, я еще должен разобрать распад желтка на так называемые желточные глыбки или желточные шары. На первых стадиях, во время образования бластодермы и зародышевой полоски, желток остается всюду одинаковым; но как только зародышевая полоска принимает форму рис. 8, желток на поверхности, т. е. в тех местах, которые ближе всего лежат к клеткам, начинает распадаться на шары. Это происходит все скорее по мере углубления внутрь. Мне думается, я убедился, что ни клеточные ядра, ни ядра вообще, по крайней мере у *Hydrophilus*, не играют при этом никакой роли. На всех стадиях этого второго периода развития зародышевая полоска еще покрыта эмбриональными оболочками, но последние становятся все тоньше и, наконец, на следующей стадии совершенно исчезают, причем роговой лист сливается с частью бластодермы или серозной оболочки, которая покрывает желток со спинной стороны. Отдельные стадии исчезновения оболочек я не мог непосредственно наблюдать. Перед исчезновением последних можно видеть, что клетки спинной стороны эмбрионов, обработанных хромовой кислотой, становятся толще. Этот слой клеток является не чем иным, как бластодермой, или продолжением серозной оболочки, покрывающей спину.

Третий период развития

Третий и последний период эмбрионального развития *Hydrophilus* начинается с разрыва эмбриональных оболочек и образования спинной пластинки и заканчивается вылуплением личинки из яйца. Рис. 13 показывает нам первую стадию этого периода; зародышевая полоска покрывает всю брюшную сторону яйца и на переднем и заднем концах переходит на спинную сторону яйца. Рассматривая со спины, мы находим спинную пластинку, образованную из утолщенных и кажущихся белыми клеток, и создается впечатление, что желтый желток свободно лежит между ней и краями зародышевой полоски;

однако при более точном исследовании оказывается, что желток здесь покрыт хотя и очень тонкой, но состоящей из клеток оболочкой, которая начинается непосредственно от краев зародышевой полоски. Утолщенный слой клеток, покрывающий спинную сторону, скоро изменяется, и мы замечаем, что его края, особенно на заднем конце, поднимаются в виде складок и это поднятие все больше распространяется вперед (рис. 14), пока мы не находим замкнутый сзади слепой мешок (рис. 15), еще широко открытый спереди. На рис. 16 мы замечаем, что этот мешок или желобок уже замкнулся почти по всей длине, только на переднем конце еще остается небольшое отверстие, которое ведет в просвет образовавшейся таким образом трубки; вскоре после этого замыкается и это отверстие. Если мы будем рассматривать поперечные срезы этих стадий, то найдем на рис. 34, 35, 36 и 37 все переходы образования желобка (благодаря поднимающимся в виде складок краям) до спинной трубки, сначала замкнутой только сзади и очень широкой, позже гораздо более узкой, которая отделяется от эпителия кожи и вдается непосредственно в желток.

Начнем с поперечного среза из переднего конца эмбриона рис. 13 (рис. 34).

Зародышевая полоска покрывает всю нижнюю половину яйца, и ее внешний эпителий переходит в большие цилиндрические клетки спинной пластинки, причем на тех местах, где он лежит непосредственно на желтке, он состоит из очень плоских клеток, о которых можно судить почти только по наличию ядер. Кишечножелезистый лист покрывает значительную часть брюшной стороны желтка, но посередине желток еще внедряется непокрытым в полость тела. Клетки, из которых развиваются мускулы кишечного канала, располагаются в ясно выраженный слой, который лежит непосредственно на кишечножелезистом листе, это — кишечноволокнистый лист. На поперечном срезе того же эмбриона сзади (рис. 35) мы видим края спинной пластинки приподнятыми в виде складок.

Поперечный срез через заднюю половину эмбриона рис. 15 (рис. 36) показывает замкнутый спинной желобок и несколько дальше пошедшее распространение кишечножелезистого листа, так же как окружение ганглия клетками среднего листа. Позднее замкнутая в трубку спинная пластинка суживается и начинает врастать в желток. Во время этих изменений на спинной стороне эмбриона на другой его стороне видно только более значительное развитие и разрастание органов. Что касается зародышевой полоски эмбриона, то мы находим, что на переднем и заднем концах она уже перешла на спинную сторону. Усики лишь очень немного выступают снаружи; верхние челюсти превратились в значительные крючки; нижние челюсти, за исключением щупиков, снизу совершенно покрыты листообразно расширенным и сросшимся первым члеником нижней губы; щупики нижней челюсти и нижней губы выдаются наружу; ротовое отверстие лежит непосредственно под передним краем. На трех парах конечностей ясно заметно, что они составлены из 5 члеников, четвертая пара конечностей видна в виде небольшого бугорка; другие ножные бугорки, как и отверстия стигм, я совсем не мог заметить у эмбрионов. Средняя часть зародышевой полоски состоит теперь из тонких кожных покровов, через которые просвечивает желток, и на этой средней полоске видна цепочка ганглиев, члены которой связаны двойными продольными комиссурами. При рассмотрении со спинной стороны мы видим на голове большую верхнюю губу, лежащие по ее сторонам усики и непосредственно на ней два бугоркообразных возвышения кожи, которые приподнимаются лежащими под ними мозговыми лопастями. Между задним концом головы и эмбриональным спинным щитом еще видно желточную полоску, которая снаружи покрыта только очень тонким слоем эпителия. Задний конец показывает нам, что зародышевая полоска уже перешла на спинную сторону и что на обеих сторонах ее происходит образование хвостовых нитей в форме бугорков.

Следующий рис. 16 изображает со спинной стороны эмбриона, который своей брюшной стороной очень мало отличается от предыдущего. На конце головы мы видим дальнейшее образование тех же частей, большее развитие и более близкое схождение мозговых лопастей и первую закладку глаз. Перед мозговой лопастью между ней и верхней губой виден трехлопастный бугорок, который, однако, можно отнести только за счет утолщения внешних покровов. Рис. 17 и 19 показывают нам уже готовую вылупиться личинку: конечности полностью сформированы, видны также длинные усики, челюстные и губные щупики, и заметно, что задний конец, который на рис. 14 и 15 лежал на спине, здесь уже повернулся на брюшную сторону и что его хвостовые нити совершенно образовались. Я обращаю внимание читателей на этот поворот заднего конца личинки *Hydrophilus* в особенности потому, что тот же самый процесс, только для гораздо большей части тела, происходит у многих других насекомых, особенно у бабочек и у жуков, развитие которых обнаруживает значительную аналогию с развитием бабочек. Наконец, личинка вылупляется, и мы видим ее на рис. 19. Очень развитые ротовые части уже давно известны; я хотел только обратить внимание на остатки брюшных ножек, которые в течение весьма долгого времени сохраняются на всех брюшных сегментах многих личинок водяных жуков, что напоминает сходное образование у многих гусениц бабочек. Из стигм видна только единственная пара, оставшаяся на заднем конце или последнем хвостовом сегменте.

Вернемся теперь к рассмотрению поперечных срезов описанных нами стадий. Мы должны начать с рис. 37.

Стенки кишечника окружают теперь всю брюшную сторону желтка, трахейные стволы значительно сдвинуты наверх и лежат сейчас, полностью отделенные от внешнего листа, непосредственно в полости тела. То же самое произошло и с ганглиями, которые также потеряли еще раньше свою связь с внешним листом; они теперь окружены теми клетками среднего листа,

из которых начинает развиваться неврилемма. Несколько кверху от трахейных стволов мы видим с каждой стороны поперечные разрезы мальпигиевых сосудов. Дальнейшие изменения, которые происходят внутри эмбриона, состоят главным образом в том, что стенки кишечника все дальше расширяются и все больше окружают желток.

Верхние края кишечножелезистого листа всегда утолщены по сравнению с другими частями его. Поперечный срез, проведенный через заднюю треть эмбриона (рис. 38), показывает нам, что стенки кишечника уже лежат вблизи спинной трубки и что они обросли края трубки, причем трубка все глубже погружается в желток. Поперечный срез (рис. 39), который проведен через готовую вылупиться личинку (рис. 17), показывает нам уже вполне замкнутые стенки кишечника и спинную трубку, которая очень сильно спалась и находится там, где образуется спина. Сердце *h* тоже вполне сформировалось и не имеет ни малейшей связи со спинной трубкой. Оба главных трахейных ствола теперь значительно развились, и имеются налицо мускульные и нервные нити. На рис. 39 мы видим несколько поперечных разрезов продольных мускулов; пучки поперечных мускулов прикрепляются на спине, особенно на утолщенных местах внешних покровов, окружают трахеи и идут вниз. Поперечный срез через вылупившуюся личинку показывает почти те же отношения, только от спинной трубки не осталось более и следа.

Своеобразное образование спинной пластинки и спинной трубки и погружение последней в желток — явление, свойственное не только *Hydrophilus*. Совершенно совпадающее образование наблюдается у фриганид, как это мне показал Н. Вагнер во время его исследований, произведенных этим летом; только у фриганид утолщение серозной оболочки не ограничивается той частью, которая образует спину, но распространяется также на ту часть оболочки, которая лежит над загнутым кверху хвостом. При разрыве оболочки эта утолщенная часть ложится как клапан на спину, так, что сразу после

разрыва оболочек мы получаем стадию, которая соответствует спинной части *Hydrophilus* (рис. 15).

Этим я заканчиваю описание развития *Hydrophilus* и позволю себе только выразить сожаление о том, что последние стадии не могли быть мною изучены детально. Причина этого лежит в очень недостаточном материале, которым я располагал для этих стадий. Исследования над ними проводились в конце июня, когда мне лишь с большим трудом и большой потерей времени удалось найти пару личинок, чтобы иметь возможность наблюдать описанные здесь стадии.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *APIS MELLIFICA*

Табл. XVII, XVIII, XIX

Яйцо *Apis mellifica* приклеивается царицей одним концом ко дну сотовой ячеи и именно таким образом, что оно стоит в ней совершенно свободно и прямо; на приклеенном конце оно несколько у́же, чем на свободном. Величина яиц варирует даже у одной и той же царицы и тем более у разных. Клетки бластодермы сначала появляются на свободном, или переднем, конце яйца, так же как первые образования органов; наконец, здесь развивается и голова; поэтому при дальнейшем описании я буду называть свободный конец передним, а тот, которым яйцо прикреплено, — задним концом.

Первое изменение, наблюдавшееся мною на только что отложенном яйце, было незначительное сжимание желтка, в результате которого на переднем конце яйца образовалось пустое пространство между желтком и хорионом. Сейчас же после этого можно было наблюдать то же самое и на заднем конце, после чего начинается образование бластодермы. На переднем конце яйца образуются сначала очень слабые, но быстро растущие возвышения, которые состоят из крупных ядер с окружающей их протоплазмой (рис. 1 и 2). Эти первые клетки бластодермы отстоят друг от друга на $^1/_2$ и $^2/_3$ своего поперечника;

на своих нижних границах они теряются в желтке. На переднем конце яйца они длиннее всего, а в направлении назад они делаются все более плоскими и, наконец, совершенно исчезают; количество клеток, как и их распространение, очень различно и зависит от стадии развития. Сначала их находят только на переднем конце, потом они распространяются больше назад, пока, наконец, не покрывают всего желтка. Промежутки между клетками, заметные сначала, постепенно заполняются благодаря вырастанию новых клеток, которые появляются совершенно таким же образом, как первые (рис. 2, *II*), и так образуется полная бластодерма, которая состоит из красивых, длинных, цилиндрических клеток. После образования бластодермы почти одновременно начинаются два процесса образования — сначала образование желобка, затем эмбриональных оболочек. Первое изменение, которое мы наблюдаем на яйце, уже совершенно покрытом бластодермой, это возникновение наполненного светлой жидкостью пространства на переднем конце между бластодермой и желтком; вследствие этого бластодерма отделяется в этом месте от желтка. Это образование следует приписать сжиманию желтка.

Несколько позже то же самое наблюдается и на заднем конце яйца, так, что бластодерма приподнимается на переднем и заднем концах яйца и касается желтка только своей средней частью. Сейчас же после этого на переднем конце возникает закладка щитка, похожего на тот, который мы уже наблюдали у *Hydrophilus* (рис. 3 и 4), а затем идущая поперек складка *a*, которая теряется сзади и над краями описанного нами щитка. Если мы будем рассматривать это яйцо сбоку (рис. 4), то найдем, что клетки, образующие дно желобка или щита, несколько длиннее других клеток, что указывает на утолщение бластодермы на этой стороне яйца; эти значительно более длинные цилиндрические клетки образуют не только дно желобка, но также и переднюю стенку приподнимающейся здесь головной складки (рис. 4). Уже на этой стадии мы видим, что передние края желобка стоят ближе

друг к другу, чем задние, при дальнейшем же развитии края желобка начинают все больше сближаться на переднем конце, скоро они встречаются и замыкают желобок, который теперь виден только сзади (рис. 5 и 6). В то время как продольный желобок очень быстро замыкается с краев, образование головной складки продвигается очень медленно и к тому времени, когда продольный желобок на заднем конце еще открыт, основание головной складки начинает распространяться к спинной стороне яйца (рис. 7).

Первое появление этой складки мы видели на рис. 3 и 4; далее она растет в двух направлениях — внутренний слепой конец все больше в глубину, направляясь на спинную сторону яйца; его рост происходит очень медленно; другой же идет вперед, и его боковые края первоначально заходят на боковые части яйца и только постепенно переходят на спину. По мере нарастания основания головной складки на спинную сторону яйца желток на этом конце яйца непосредственно покрывается зародышевой полоской, на которой сверху еще находятся обе эмбриональные оболочки, образующие амнион и серозную оболочку. Рис. 8 и 9 показывают нам дальнейшее распространение этой складки, причем для понимания рисунка нельзя забывать, что распространение складки на боках и ее замыкание на зародышевой полоске происходит гораздо быстрее, чем нарастание в точке *a* на спину. Эмбриональные оболочки *Apis mellifica* образуются точно таким образом, как у *Hydrophilus*, только рост начинается на переднем конце и основание ранее образованной складки нарастает тоже на спину.

Теперь мы подходим к замыканию складки на заднем конце, причем мы видим на рис. 10 образование хвостовой складки, в состав которой входит задний конец зародышевой полоски и боковые края которой переходят в края уже далеко наросшей головной складки, подобно тому как у *Hydrophilus* (рис. 6, табл. XII), с той только разницей, что здесь процесс идет гораздо ближе к полюсу яйца. Образовавшаяся

хвостовая складка лежит на спинной стороне яйца. Обе складки (рис. 11) подвигаются друг к другу, встречаются (рис. 12) и затем сливаются. При этом слиянии полностью образуется только серозная оболочка, а амнион и стенки тела еще неполностью покрывают переднюю часть спины эмбриона, так что желток здесь лежит на небольшом пространстве, сразу за хвостовым концом зародышевой полоски, непосредственно под серозной оболочкой; несколько позднее складки амниона и брюшной стенки встречаются и здесь замыкаются.

Различие в развитии пчел и других насекомых с совершенно замкнутым амнионом и серозной оболочкой очень незначительно и заключается (у пчелы) только в более быстром нарастании нижней складки (стенка тела и амнион, рис. 7, *am*, *kf*) на спинную сторону, что у других насекомых начинается скорее с боков. Благодаря этому росту эмбриональных складок, или, точнее, нижней эмбриональной складки не только вдоль зародышевой полоски, но в виде круговой складки от переднего конца сейчас же на спинную сторону яйца, яйцо после встречи складок на заднем конце (рис. 10 и 11) и вскоре после следующего замыкания лежит в замкнутом двойном мешке. Маленькое непокрытое пространство желтка очень быстро замыкается совсем после замыкания верхней складки на нижнем конце. Обе эти эмбриональные оболочки, соответствующие амниону и серозной оболочке, остаются только короткое время, и затем одна из них исчезает — именно амнион. Как это происходит, я не мог себе объяснить; но я могу это утверждать, так как обратил внимание на то, что амнион не сливается ни с серозной оболочкой, ни с зародышевой полоской и что клетки его растворяются, т. е. исчезают. Во время замыкания верхней складки на заднем конце весьма трудно найти обе оболочки на переднем конце и амнион состоит из очень бледных клеток, которые плотно прилегают к зародышевой полоске (рис. 10). Как следует из описанного здесь образования эмбриональных оболочек, желток всюду покрыт клетками, а именно на брюшной

стороне и на заднем и переднем концах — зародышевой полоской, а на спинной стороне — только одним очень тонким слоем клеток. Если мы будем теперь рассматривать поперечные срезы описанных нами стадий, то на первой стадии мы найдем, что бластодерма сейчас же после образования состоит из одного слоя клеток.

Я полагаю, что здесь нельзя обойти молчанием одно обстоятельство, которое вначале причинило мне много хлопот, пока я не нашел для него подходящего объяснения. Я нашел на срезах яиц рис. 1, значит в самом начале развития, бластодерму, состоящую из двух рядов клеток. Клетки были довольно плоскими и широкими, и клетки нижнего слоя (рис. 30) лежали как бы вклиненными между клетками верхнего слоя. На дальнейших стадиях, именно во время образования желобка, мы находим только один слой клеток, и они имеют совершенно другой внешний вид, — теперь это узкие, длинные цилиндрические клетки (рис. 21), которые образуют только один слой и которые гораздо длиннее на стороне желобка, чем на спинной стороне. Откуда происходит второй слой клеток, очень легко объяснить, если мы подумаем об образовании бластодермы. Если положить яйцо в хромовую кислоту в то время, когда между уже сильно выдающимися клетками поднимаются новые клетки, вся масса очень сильно сжимается, выдающиеся наружу клетки прижимаются друг к другу и образуют таким образом верхний слой, в то время как позднее вырастающие клетки, которые теперь не имеют места, чтобы выступить наружу, образуют второй слой, и так получается искусственное образование, которое вначале приводило к очень ошибочным взглядам. Итак, оказывается, что поперечные срезы, которые представляют двухслойную бластодерму, следует рассматривать как нечто искусственно полученное, и если я здесь потратил столько времени на это обстоятельство, то это случилось лишь потому, что допущение двух- или многослойной бластодермы (появление второго листка благодаря отделению от клеток верхней или

первичной бластодермы) на поперечных срезах пчел получило известную поддержку и я должен был привести те основания, благодаря которым я не могу признать это нормальным.

Если мы вернемся к образованию желобка, то увидим, что он тоже значительно отличается от такового у *Hydrophilus*. Его края не приподнимаются в складку, как у последнего, но здесь частично повторяется то же самое, что мы нашли на его переднем конце, а именно, широкий слой бластодермы углубляется (табл. XVII, рис. 3; табл. XIX, рис. 20, 21), но боковые пограничные линии углубляющейся части остаются на той же высоте, которую они занимали раньше, и только приближаются друг к другу. Рис. 20 показывает расположение и взаимоотношение клеток в этой части и представляет поперечный срез из середины эмбриона рис. 3. При рассматривании одного конца углубляющегося дна желобка при более сильном увеличении (рис. 21) мы находим, что клетки всюду совершенно однородны, что их ядра лежат довольно близко к поверхности и что только та часть клеток, которая находится между ядром и наружной поверхностью, заполнена тонкими зернышками, зато остальная, или центральная, часть клеток состоит только из совсем светлого вещества. Ядра в желтке на этой стадии видны очень ясно; от них отходят тонкие псевдоподиеобразные отростки, на которых и между которыми лежат желточные зернышки, напоминающие жир. Чтобы показать более позднюю стадию образования второго листа, мы представляем еще один поперечный срез эмбриона рис. 5, где большая часть второго листа образовалась; та часть нижнего листа, которая еще лежит на поверхности, состоит уже (рис. 22 и 23, *p*) из нескольких слоев клеток, а часть, лежащая выше, состоит только из одного ряда клеток, которые тем мельче, чем выше они расположены.

При дальнейшем развитии края желобка *p* сближаются, и на рис. 5 и 6 мы видим, что, в то время как на переднем конце его края уже совсем сомкнулись, сзади они широко расходятся; в конце концов они соединяются и здесь. Поперечный

срез (рис. 24) эмбриона рис. 6, из области, обозначенной звездочкой, показывает, что здесь уже существуют два листа, внешний, или верхний, состоящий из одного или двух рядов клеток и окружающий все яйцо, и нижний, или второй, лист, который возник из погруженной и в известной степени впятившейся части бластодермы. Клетки последнего скоро теряют свою цилиндрическую форму, становятся округлыми и располагаются в один или два слоя. Та часть бластодермы, под которой лежит второй лист, является более темной, тем более что клетки верхнего листа здесь выше; это место яйца, именно вся брюшная сторона и его передний и задний концы, тоже обычно называется зародышевой полоской. Итак, здесь так же как у *Hydrophilus*, пиявок и олигохет (у которых первоначально имеются две зародышевые полоски), зародышевой полоской называется та часть яйца, под которой расположен мускульный лист, или зачаток среднего листа.

Перед тем как перейти к дальнейшему описанию закладки органов, я еще скажу о строении желтка. В живых яйцах он состоит из округлых, светлых, не сильно преломляющих свет протоплазматических пузырьков с внедренными в них маленькими и очень сильно преломляющими свет жировыми или желточными пластинками (табл. XVIII, рис. 16). Это наблюдается в живых яйцах; на срезах, напротив, мы находим еще ясно выраженные ядра, напоминающие те, которые видны в клетках бластодермы. В живых яйцах этих ядер совсем не видно, но на срезах они выступают очень ясно; они лежат в разных частях желтка как в середине, так и на поверхности, однако большей частью вблизи последней, т. е. почти непосредственно под бластодермой. Число ядер вначале, т. е. на более ранних стадиях, очень незначительно, оно растет с развитием эмбриона и достигает своей наибольшей величины перед его вылуплением (рис. 17).

К этому времени ядра образуют под полностью замкнутым кишечным каналом плотный, окруженный протоплазмой слой

(рис. 28 и 29), у многих клеток даже двойной. Позже, при вылуплении личинки, эти ядра исчезают, а вскоре после этого исчезает и желток. Каждое из этих ядер окружено некоторым количеством протоплазмы (рис. 24, *k*), которая разбивается на многие ветвящиеся отростки, и поэтому эти клетки могут быть отнесены к категории блуждающих. Так как эти ядра и окружающая их протоплазма лежат в желтке и с исчезновением желтка тоже погибают, растворяются и потребляются вместе с ним, не образуя тканей, мы должны им приписать определенное физиологическое значение, и я бы хотел рассматривать их как клетки, которые служат для более быстрого потребления и растворения желтка и которые, выполнив свою задачу, сами погибают.[59] Их происхождение могло бы быть таким же, как происхождение клеток бластодермы, и я склонен считать ядра бластодермы происходящими путем размножения ядер яйца, причем некоторые из них остались в желтке. Желточные шары многих насекомых, особенно бабочек, обладают совсем прозрачным и светлым центральным тельцем, которое, быть может, тоже является ядром; такие желточные шары с довольно ясными светлыми ядрами мне показывал мой друг Н. Вагнер, и я очень склонен признать их ядрами, особенно после того, как я их так недвусмысленно и ясно видел в желтке пчелиных яиц. Поперечный срез (рис. 29) через готовую вылупиться личинку показывает собравшиеся в разных местах близ эпителия скопления этих ядер.

Если мы теперь опять обратимся к тем изменениям, которые претерпевает уже образовавшаяся зародышевая полоска, то сначала найдем на брюшной стороне слабое углубление вдоль средней линии тела и непарное возвышение на переднем конце на спинной стороне (рис. 13, *vk*), которое продолжается на этом конце, переходя в углубление, или погружение бластодермы (рис. 13, *o*). Сходное углубление возникает также на самом заднем конце зародышевой полоски, которая загнулась на спинную сторону (рис. 13, *a*). Обозначенное буквой *o* впячивание переходит на своем нижнем конце в общее

углубление, которое продолжается на брюшную сторону всего яйца. В это же время на переднем конце видно образование трех бугоркообразных возвышений. Из этого впячивания образуется ротовое отверстие (рис. 16) и пищевод; три пары бугоркообразных возвышений являются закладками ротовых частей. На непосредственно следующей за рис. 13 стадии (рис. 14) образуются дальше книзу, с каждой стороны нервных пластинок, в их середине, на краю тела, новые впячивания, которые представляют отверстия стигм. Их ввернувшиеся части сливаются друг с другом, образуя боковые большие трахейные стволы. Одновременно или еще раньше появляется кольчатость эмбриона, причем та часть, на которой находятся закладки первых трех пар ротовых частей, отделяется посредством кругового углубления от остального тела вместе с лежащими впереди частями и образует закладку головы. К трем парам сегментарных скоплений скоро присоединяется еще четвертая, лежащая непосредственно на головной или мозговой лопасти, вблизи формирующегося ротового отверстия, и образующая усики *t*, которые, следовательно, нужно рассматривать как придатки головных лопастей.

Отверстия стигм на этой стадии очень велики и лежат окруженные значительным валиком посередине средней и боковой линий эмбриона.

Дальнейшая стадия характеризуется появлением трех пар новых бугорков на трех сегментах, следующих за зачатком головы, иначе говоря образованием зачатков ножек; при этом кольчатость тела становится гораздо яснее, отверстия стигм делаются гораздо меньше, как и окружающие их валики; пищевод и задняя кишка образуются полностью (рис. 16), и, кроме того, мы находим у основания третьей пары ротовых конечностей, на внутренней стороне, отверстие (рис. 15, *d*), которое ведет в довольно длинную трубку, продолжающуюся до середины четвертого брюшного сегмента. Эти обе трубки или рукава образованы впячиванием наружного покрова. Относительно стадий рис. 14 и 15 я должен еще заметить,

что на их средней линии, особенно на стадии рис. 14, очень сильно просвечивает желток, что происходит в результате отсутствия на этом месте среднего листа (рис. 26). За этим следуют с каждой стороны две белые лентообразные полоски, которые есть не что иное, как выражение находящегося здесь общего углубления, на котором образуются впячивания стигм (рис. 27). На стадии рис. 15 обеих белых полосок совсем не видно, но просвечивающая поверхность желтка еще лежит посередине, хотя она тоже стала несколько у́же.

Дальнейшие изменения, которые претерпевает эмбрион и которые можно наблюдать с его брюшной стороны, состоят главным образом в укорачивании головных сегментов и в окончательном развитии головы; к этому времени покрывается и просвечивающий желток. Если рассматривать эти стадии сбоку, можно увидеть, что бо́льшая часть спины (рис. 13), до образования пищевода и задней кишки, состояла только из одного слоя плоских клеток, который следует рассматривать как наружный эпителий; однако дальше, по мере того как отшнуровывается голова и образуется задняя кишка, от головы и заднего конца тянется слой клеток, которые вклиниваются между желтком и покрывающим их эпителием кожного слоя (рис. 16, *db*). Этот слой, как кажется, является непосредственным продолжением второго листа зародышевой полоски, распространяющегося на спинную сторону желтка; клеточные слои, нарастающие сзади и спереди на спину, сдвигаются друг с другом, и так как они связаны с боковыми частями среднего листа, то скоро весь желток со спинной стороны покрывается двумя клеточными слоями (рис. 16 и 27), верхним — кожей и нижним — кишечножелезистым листом, или эпителием образующегося кишечного канала. На рис. 16 мы видим нарастание спереди и сзади клеток кишечножелезистого листа, которые не покрывают еще только среднюю спинную часть желтка.

Если мы теперь обратимся к поперечным срезам, то должны начать с замыкания желобка и образования второго листа.

Поперечный срез рис. 25, который принадлежит эмбриону рис. 14, показывает, что верхний лист образует на брюшной стороне две утолщенные полоски, которые мы будем называть нервными пластинками; боковые части листа несколько утолщены, зато спина все еще тонкая, она всюду состоит из одного ряда плоских клеток. Второй лист занимает всю нижнюю половину яйца и состоит из двух или трех слоев округлых клеток, у которых ядро занимает бо́льшую часть их. Он имеет в своих верхних частях продолговатую щель *s*, которая сверху окружена только одним рядом почти цилиндрических клеток. Клетки, лежащие над щелью, распространяются (рис. 24 и 25, *db*) книзу и кверху непосредственно на желтке и дают кишечно-железистый лист (рис. 25, *db*). Поперечный срез ближайшей следующей стадии (рис. 26) отличается от описанного тольке разрывом второго листа, благодаря которому на рис. 15 желток просвечивает сквозь более тонкий по средней линии верхний лист. На всех этих стадиях желток окружен как бы плотной оболочкой, под которой мы находим ядра с окружающей их протоплазмой; вокруг этих клеточных ядер собраны меньшие или бо́льшие кучки желточных пластинок. Оболочку, которая облекает желток, вероятно можно рассматривать как выделение или слияние протоплазмы лежащих ниже клеток.

На поперечных срезах, которые мы проводим через эмбрион рис. 16, мы получаем очень разные картины, в зависимости от того, проводим ли мы срез через середину эмбриона или через его передний или задний конец. При рассмотрении поперечного среза через середину эмбриона мы найдем (рис. 27), что на нервных пластинках клетки размножились и образуют две боковые кучки; нижний лист приподнимается довольно высоко вверх, и клетки, которые покрывали щель, располагаются непосредственно на желтке, причем границы полости, которые мы ясно видим на рис. 25, еще заметны. Клетки распространяются к спинной и брюшной стороне яйца, хотя ни спинная, ни брюшная части желтка еще не покрыты ими.

Поперечный срез, который проходит через эмбрион вблизи заднего или верхнего конца рис. 16, следовательно в той части, где желток на спине благодаря вросшим клеточным слоям покрыт двумя рядами клеток, представляет нам последние (рис. 27); мы действительно находим здесь на желтке оба клеточных слоя, из которых нижний на обеих сторонах образует складку (рис. 27, *o*), посредством которой кишечножелезистый лист переходит в средний лист; эта складка покрывает сверху полость или щель. Желток здесь образует направленное внутрь углубление и далеко отстоит от клеток среднего листа, так что между обоими возникает продольная полость.

Нам остается еще дать краткое описание личинки после ее выхода из яйца. Кишечный канал уже полностью и повсюду замкнут, головные сегменты значительно сдвинуты для образования головы; цепочка ганглиев вполне образовалась, хотя комиссуры еще очень малы, а три передних ганглия слились в нижний глоточный ганглий. Мозг (рис. 18, *g*) состоит с каждой стороны из двулопастных тел, которые сообщаются друг с другом посредством тонкого мостика. На спине лежит широкая и пульсирующая сердечная трубка. Поперечные срезы этого эмбриона очень поучительны и показывают, кроме уже известных клеток, два клеточных тяжа, которые продолжаются вверх; из них верхний простирается также на противоположную сторону, зато нижний оканчивается непосредственно в мускулатуре образовавшегося сердца (рис. 29). Под эпителием кишечного канала виден один или два слоя прекрасных ядер. Поперечный срез только что вылупившейся личинки отличается от описанного нами только тем, что внутренний ряд клеток *m* плотно прилегает к кишечнику и образует сетеобразную мускульную систему; напротив, верхний образует другие мускулы тела, и клетки этого ряда играют также роль в образовании появляющегося здесь жирового тела; ядра под эпителием кишечного канала также совершенно исчезают, и от них нельзя обнаружить ни следа.

Нам остается только описать последние изменения, которые видны у вылупляющейся личинки. Мы уже говорили, что снаружи резко бросается в глаза концентрация еще очень растянутых частей, посредством которой образуется голова, причем бугоркообразные зачатки ног делаются меньше и больше не выступают наружу. При развитии головы первая и вторая пары бугорков превращаются в верхние и нижние челюсти; но третья пара сдвигается ближе и сливается задними концами, причем сзади образуется замкнутый карман (рис. 19, *t*), в котором заключены выходные отверстия обеих железистых трубок; этот карман несколько разрастается назад и становится при этом удлиненным органом, который на переднем конце впадает в нижнюю губу, а назад продолжается в обе железистые трубки. Усики развиваются в двухчленные, очень короткие органы, которые лежат по сторонам и несколько выше ротового отверстия. Верхняя губа (рис. 19, *v*) становится слегка двухлопастной и кверху переходит без каких-либо границ непосредственно в переднюю часть головы. От трех пар зачатков ног остается одинаковое число кожных утолщений (рис. 19, *fs*), которые лежат по сторонам грудных ганглиев; кроме этого, несколько выше от них, по сторонам, между дисками ног и стигмами, развиваются еще три пары торакальных дисков — кожных утолщений, которые соответствуют спинным частям грудных сегментов. Рисунки гораздо лучше объяснят положение нервов и трахейной системы, чем это может сделать описание. На трех задних сегментах находятся также три пары дискообразных утолщений, которые, вероятно, играют важную роль при образовании сегментарных придатков заднего конца.

Когда эта статья уже была написана, я получил в высшей степени интересное сообщение Ганина относительно ихневмонид (Drittes Heft der Zschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XIX), в котором говорится также об образовании эмбриональных оболочек пчел (стр. 443); поэтому я здесь позволяю себе еще раз подчеркнуть, что у пчел вся брюшная часть бластодермы, как

и у *Hydrophilus* и бабочек, непосредственно принимает участие в образовании зародышевой полоски и ни в каком случае не отделяется полностью в виде серозной оболочки (амниона Ганина), причем эмбрион возникает независимо от слоя бластодермы. Мне кажется тоже в высшей степени сомнительным, чтобы что-либо подобное происходило у муравьев; отступание желтка от бластодермы на одном конце яйца, как это приводит Ганин для муравьев, происходит и у пчел (табл. XVII, рис. 3 и 4), но у них это совпадает с начинающимся образованием складки эмбриональных оболочек.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ БАБОЧЕК

Табл. XIX

При изучении развития бабочек мне пришлось выдержать много затруднений с неблагоприятным материалом. В большинстве случаев яйца были столь непрозрачными, что приходилось рассчитывать только на препараты; в немногих других случаях, когда оболочка яйца была прозрачной, яйца были слишком малы, чтобы можно было сделать через них срезы, так что я должен был делать выводы из исследования развития разных видов, причем я замечу, что развитие бабочек происходит очень однообразно и что у весьма далеких родов развитие совершенно одинаковое. При моих исследованиях первых стадий образования бластодермы я в особенности пользовался яйцами *Pterophorus pentadactylus* и еще одной бабочки, которая прилепляет свои яйца на водяных растениях; у обеих я также наблюдал погружение зародышевой полоски в желток. Для более поздних изменений зародышевой полоски, как и для изготовления срезов, мне служили яйца *Sphinx populi* и *Gastropacha pini*, которые все совершенно непрозрачны и у которых я мог после их уплотнения в хромовой кислоте отпрепарировать зародышевую полоску. Что касается внешней формы, то все яйца исследованных мною бабочек имели ту же внешнюю форму, именно форму сдавленного

с боков эллипсоида, и отличались только своей величиной и окраской. Зародышевая полоска лежала всегда параллельно продольной оси на одном краю яйца, что очень благоприятно для ее отпрепарирования.

Образование бластодермы я не проследил; она всегда состоит у *Pterophorus* из очень крупных, светлых, совершенно прозрачных клеток, без примеси желточных зернышек. Первое изменение бластодермы было мною прослежено у *Pterophorus*. Клетки на одном краю яйца делаются больше, т. е. длиннее, зато лежащие на другой части поверхности становятся плоскими, и, в то время как первые сохраняют свой светлый вид (табл. XIX, рис. 1), другие у основания наполняются желточными зернышками; это первое различие между той частью бластодермы, которая превращается в зародышевую полоску, и другой, которая идет на образование серозной оболочки.

Дальнейшие изменения состоят в том, что один конец зародышевой полоски начинает отделяться от желточной оболочки и погружаться в желток; позднее то же самое происходит и на заднем конце, и зародышевая полоска все больше погружается в желток, причем на переднем и заднем концах она сначала покрыта только одной складкой бластодермы; позднее желток проникает также и между оболочками складки. При прогрессирующем врастании зародышевой полоски в желток она все больше сгибается, при этом складки эмбриональной оболочки также встречаются на верхнем конце и сливаются. Благодаря слиянию складок возникают две мембраны; одна из них непосредственно под желточной оболочкой заключает желток и зародышевую полоску и большей частью состоит из первичной бластодермы; это — с е р о з н а я о б о л о ч к а. Другая, прилегающая с одной стороны к зародышевой полоске, а с другой стороны, т. е. снаружи, покрытая желтком, есть амнион.

Еще до замыкания желобка, весь желудок дробится на желточные шары, причем распад или образование шаров начи-

нается там, где желток непосредственно соприкасается с клетками эмбриональной оболочки. Так, на рис. 2 мы видим под серозной оболочкой кольцо желточных глыбок вокруг всего яйца, но при этом центральная часть желтка еще просто зерниста; на следующей стадии желточные глыбки образуются также и под зародышевой полоской, и, наконец, весь желток распадается на глыбки. Из этого образования желточных глыбок я заключаю, что их возникновение непосредственно зависит от клеток, но я не могу объяснить, какую роль играют при этом клетки. Я уже раньше заметил, что при распаде бластодермы в той части, которая образовала зародышевую полоску и серозную оболочку, клетки последней начинают наполняться желтком, причем они становятся все более плоскими; при образовании желточных глыбок этих клеток почти совсем не видно, с трудом только можно различить их внешние границы, которые, однако, тоже совпадают с таковыми желточных глыбок.

Вначале образующаяся желточная глыбка и лежащие на ней клетки кажутся одним образованием, и лишь несколько позднее оно отделяется от лежащих снаружи клеток, причем оставшиеся клетки тоже становятся очень плоскими. Весь процесс можно было бы объяснить тем, что клетки полости тела всасывают желток и когда они почти совершенно заполнены, вся нижняя часть клеток отделяется и становится желточными глыбками; делится ли при этом также и ядро или нет, я не мог установить, я также не мог с уверенностью найти ядро в желточной глыбке, хотя в ней всегда было видно более светлое центральное место.

При дальнейшем развитии на той части зародышевой полоски, которая лежит под амнионом, образуются зачатки конечностей и именно на том конце, который раньше начал врастать в желток.

Эти прозрачные яйца нельзя было употребить для поперечных срезов. Кроме того, зародышевая полоска была так сильно скручена, что я не мог на ней проследить детали.

дальнейших изменений; относительно общего расположения следует только заметить, что эмбрион до развития и замыкания спины закручен на спинную сторону, но после начинает изгибаться на другую сторону, причем задний конец идет впереди. При этом амнион разрывается, и личинка, которая теперь уже двигается в яйце, пожирает остатки желтка и обрывки эмбриональных оболочек, пока она, наконец, не окажется только в желточной оболочке. Скоро она ее разрывает и выходит на свободу с совсем выросшими волосками и той же самой окраской, которую имеет выросшая личинка.

Следующее сейчас описание относится к яйцам *Sphinx populi* и *Gastropacha pini*. Яйца отличаются от яиц *Pterophorus* только своей величиной и зеленоватым желтком и окружены очень твердой оболочкой. Когда бластодерма уже образовалась, я обнаружил, что желток, еще перед образованием зародышевой полоски, распадается на желточные глыбки и что ширина клеток бластодермы значительно меньше, чем ширина желточных глыбок.

Мне удалось наблюдать некоторые стадии образования зародышевой полоски. Еще перед тем, как она погрузилась в желток, происходит образование желобка. Зародышевая полоска первой наблюдаемой мною стадии состоит из слоя очень длинных цилиндрических клеток и имеет посередине слабую продольную бороздку, которая занимает меньше трети ширины всей зародышевой полоски (рис. 3 и 4, табл. XII). Это углубление становится скоро более значительным (рис. 5), и клетки на его нижнем конце закругляются, и позднее видно, что каждая из них распадается на многие клетки (рис. 6), причем, однако, края, которые ограничивали желобок, все больше приподнимаются. На следующей стадии (рис. 7) края желобка сближаются, и клетки, которые образовали дно желобка, вытягиваются в ширину под верхним листом и образуют второй лист, состоящий здесь из маленьких округлых клеток. В то время, когда желобок полностью замыкается, замыкается также складка эмбриональных оболочек над заро-

дышевой полоской, и теперь последняя лежит покрытая снаружи двумя оболочками.

Следует здесь еще упомянуть, что на концах боковых расширений второго листа здесь существует полость, которую мы уже видели у *Hydrophilus* и у пчелы. Под полостью находятся клетки образующегося здесь позднее кишечножелезистого листа.[60] Покрытая амнионом зародышевая полоска не находится ни в какой связи с серозной оболочкой и лежит совершенно свободно в желтке, глыбки которого окружают ее со всех сторон (рис. 9). Как только она погружается в желток, она быстро растет в длину и делается почти в три раза большей, оставаясь еще не покрытой эмбриональными оболочками зародышевой полоски. Благодаря этому сильному разрастанию в длину зародышевая полоска достигает концов яйца, начинает изгибаться и образует в желтке почти полный круг, причем она все время изгибается на спинную сторону, а зародышевая полоска и вырастающие конечности обращены при этом к серозной оболочке.

Из этой стадии мы изобразили зародышевую полоску (рис. 8) с уже вырастающими придатками сегментов. Другую, значительно более развитую зародышевую полоску представляет нам рис. 10. Усики следует здесь рассматривать, как у *Hydrophilus* и у пчел, как выросты головных лопастей. Средняя линия очень глубоко погрузилась, так что образует почти замкнутый желобок, со дна которого происходит часть клеток, дающих начало средней части ганглия. Задняя кишка и пищевод у эмбрионов бабочек очень длинны, так что средней кишкой становится лишь очень небольшая часть кишечного канала, которая составляет едва треть или четверть всей кишечной трубки. В эту среднюю кишку при замыкании спины заключается также очень небольшая часть желтка, и, когда спина уже образовалась, хвостовой конец эмбриона загибается на брюшную сторону и притом так, как мы это уже видели у *Hydrophilus*. Следуя за одним концом, весь эмбрион поворачивается так, что обращается теперь спиной к еще покрывающей

его серозной оболочке, и конечности оказываются направленными внутрь. В этом состоянии, с почти совершенно образовавшимися органами, эмбрион остается полностью в окружающем его желтке, который он теперь начинает заглатывать с помощью окончательно образовавшихся за это время ротовых органов, пока, наконец, не остается только жирообразная серозная оболочка, которая тоже скоро распадается в лохмотья и тоже пожирается; теперь личинка, характерно окрашенная и вооруженная волосками, лежит винтообразно свернутой на брюшной стороне, пока не разорвет хорион и не выйдет на свободу.

ОБЗОР И СРАВНЕНИЕ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

Если мы оглянемся на все, что мы привели относительно развития насекомых, то нам сейчас же бросается в глаза своеобразное образование второго листа, которое исследовалось мною у представителей четырех отрядов. Кроме приведенных мною здесь насекомых, я еще видел такое же возникновение второго листа в яйцах *Musca domestica* и *Caezar*, *Litta versicatoria*, *Donacia*, одного не определенного мною маленького водяного жука, который прикрепляет свои яйца в треугольных коконах на водяных растениях, *Rhynchites bettuleti* и фриганид. Во всех этих случаях можно было наблюдать глубокий желобок, замыкающийся обычно еще до образования зародышевых оболочек; у всех этих насекомых желобок образуется на заднем конце яйца и распространяется вперед; только пчелы составляют в этом отношении исключение, так как у них желобок начинается на головном конце, а также бабочки, у которых перед возникновением желобка целая поверхность бластодермы начинает образовывать зародышевую полоску и углубление бластодермы происходит раньше и глубже на головном конце. Так как у многих исследованных мною насекомых образование второго листа происходит не путем расщепления,

а вследствие погружения и так как этот способ образования второго листа столь недвумысленно и ясно мною доказан на поперечных срезах многих насекомых и я никогда не наталкивался на другое образование, то я думаю, что могу считать другие данные относительно этого пункта, именно расщепление бластодермы на два листа, сомнительными и недоказанными и настаивать на необходимости новой проверки такого возникновения. Сколько мне известно, ни один исследователь не описал более точно процесс расщепления бластодермы на несколько клеточных слоев. Приписывали, например, утолщение бластодермы размножению клеток, не уделяя ему много внимания; между тем оказывается, что оно всегда происходит вследствие удлинения цилиндрических клеток бластодермы, а не путем размножения их с образованием нескольких слоев.

Я считаю нелишним сказать еще кое-что о положении зародышевой полоски по отношению к эмбриону и яйцу, а именно, что следует понимать под названием внутренних и наружных зародышевых полосок. Зародышевая полоска бабочек обычно обозначается как внутренняя, потому что она лежит в желтке, хотя она возникает почти таким же образом, как у *Hydrophilus*, только у последнего лишь задняя часть зародышевой полоски окружена желтком, а у бабочек — по всей длине благодаря желточным глыбкам, вдвигающимся между амнионом и серозной оболочкой. Далее, у *Hemiptera* и *Libellulidae* зародышевая полоска своим задним концом врастает в желток и окружается здесь последним, а поэтому и обозначается как внутренняя зародышевая полоска, хотя между ней и внутренней зародышевой полоской бабочек имеется большое различие в положении. Между всеми этими видами зародышевых полосок зародышевая полоска *Hydrophilus* образует все переходы и именно следующим образом.

Развитие зародышевой полоски начинается на заднем конце. Зародышевая полоска растет вперед и назад; спереди она

остается на поверхности, сзади, обращаясь к спинной стороне, проникает в желток (рис. 5); если бы мы теперь представили себе, что рост зародышевой полоски происходит преимущественно сзади, то она врастала бы в желток, и мы получили бы форму зародышевой полоски *Libellulidae* и *Hemiptera*. Если рост идет вперед и на поверхность яйца, то мы получаем наружную зародышевую полоску *Hydrophilus*. Если бы зародышевая полоска *Hydrophilus* погрузилась несколько глубже на своем переднем конце в желток, то мы получили бы зародышевую полоску *Lepidoptera*. Что касается различий между внутренней зародышевой полоской *Lepidoptera* и *Hemiptera*, то они заключаются в том, что у *Lepidoptera* невральная сторона зародышевой полоски обращена к той части бластодермы, на которой начиналось первое образование эмбриона, следовательно к брюшной стороне яйца; напротив, у *Hemiptera*, благодаря преобладающему врастанию заднего конца зародышевой полоски в желток, зародышевая полоска меняет свое положение и невральная сторона обращена к спине яйца. Между внутренней зародышевой полоской бабочек и наружной зародышевой полоской жуков не имеется существенного различия, так как более или менее значительное внедрение желтка между покрывающим зародышевую полоску амнионом и серозной оболочкой может сделать зародышевую полоску наружной или внутренней; поэтому и встречаются переходные стадии, когда мы совсем не знаем, рассматривать ли зародышевую полоску как внутреннюю или же как наружную.

Что касается самой зародышевой полоски, то мы уже видели, что она состоит у всех исследованных нами насекомых из двух отчетливых листов; что же касается значения этих листов, то в отношении верхнего листа нет никакого сомнения, что он соответствует сенсорному, или чувствительному, листу Ремака; несколько иначе обстоит дело со вторым, или нижним, листом, так как его образование не совпадает с типичными процессами, принятыми для позвоночных; но если мы вспомним, что примитивный второй лист у батрахий, осетровых

и, по моим наблюдениям, у костистых рыб все-таки возникает из выпячивания, или загибания, первичного верхнего листа и что из второго также образуются мускулы кишечника, то аналогия уже становится довольно ясной и делается еще большей, когда мы подумаем о *Sagitta*, у которой мускульный лист возникает посредством впячивания верхней бластодермы. То же самое повторяется и у иглокожих. Разница только та, что у насекомых полость тела не имеет такого определенного отграничения, и потому их средний лист не так рано и резко расщепляется на кишечно- и кожноволокнистые пластинки. Однако, кишечножелезистый лист образуется у насекомых благодаря расщеплению небольшой части нижнего листа, но так как это расщепление происходит только на одном краю листа, а не на всей площади, соответствующей поверхности бластодермы, то еще подлежит сомнению, можем ли мы сравнить его с таковым у позвоночных, тем более что образование спинной трубки у *Hydrophilus* и *Phriganidae*, повидимому, напоминает типичный кишечножелезистый лист позвоночных[61]. Если в этом отношении мой взгляд правилен, то кишечножелезистый лист насекомых следовало бы рассматривать как специфическое для них образование, которое не соответствует кишечножелезистому листу позвоночных.

Относительно эмбриональных оболочек насекомых до сих пор высказывались два совершенно противоположных мнения; одни сравнивали их с эмбриональными оболочками позвоночных,* другие совершенно решительно высказывались против этого, опираясь главным образом на то, что образования у различных типов животного царства нельзя рассматривать как гомологичные.** Что последнее основание не является справедливым, я постараюсь доказать далее, здесь я хочу только разработать соответствие в образовании и положении эмбриональных оболочек у насекомых и позвоночных. Мы находим

---

*. Metschnikoff. Embriologische Studien. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XVI, S. 480.

** Ganin. Ibid., Bd. XIX, Taf. 30.

у насекомых и у позвоночных два совершенно различных типа эмбриональных оболочек; в качестве первого типа у насекомых мы можем, например, считать образование их у *Hydrophilus* и, как относящееся к тому же типу у позвоночных, привести, образование их у цыпленка. Второй тип эмбриональных оболочек среди насекомых имеется у *Pteromalinae*, среди позвоночных — у морских свинок и мышей. Процессы образования первого типа эмбриональных оболочек могут быть выражены следующим положением. После образования бластодермы, которая состоит из одного (насекомые, черепахи) * или двух клеточных слоев, или листов (большинство позвоночных), на переднем и заднем концах зачатка эмбриона образуются две складки, которые растут навстречу друг другу, встречаются и сливаются, причем возникают две оболочки, из которых верхняя называется серозной оболочкой, а нижняя — амнионом; обе оболочки покрывают как у насекомых, так и у позвоночных невральную сторону эмбриона; таким образом, в образовании и положении оболочек нет ни малейшей разницы. Спрашивается, почему же мы не должны рассматривать эти эмбриональные оболочки, возникшие одинаковым образом и занимающие то же положение, как гомологичные?

Что касается другого типа, то я должен высказать свой взгляд относительно оболочек морской свинки, так как мнения об этом еще не являются совершенно определенными. Сейчас я понимаю образования, названные Рейхертом ** Decidua (табл. V, рис. 33) и Бишофом *** — эпителиальной трубкой, как серозную оболочку, так как она снизу непосредственно покрывает амнион, и далее, в очерченной ею полости, лежит аллантоис, вырастающий для образования плаценты; возникает ли оболочка из яйца или из эпителия матки, для нас безразлично, поскольку она только обрастает всю часть

* По моим еще не опубликованным исследованиям.

** Reichert. Beob. z. Entw. d. Meerschweinchens. Berlin, 1862.

*** Bischoff. Beob. z. Entw. d. Meerschweinchens. München, 1866.

яйца, из которой значительно позже возникает эмбрион, а не возникает из яйца посредством образования складок бластодермы; то же мы находим именно у наездников. Если мы сравниваем амнион морской свинки и кролика и серозные оболочки обоих друг с другом, а также с соответствующими оболочками цыпленка, то мы по тем же причинам можем сравнивать серозную оболочку наездников с таковой других насекомых и сделать отсюда вывод, что оба типа эмбриональных оболочек насекомых могут быть сравниваемы как друг с другом, так и с эмбриональными оболочками позвоночных. Из вышесказанного я думаю можно заключить, что факты свидетельствуют в пользу возможности сравнения эмбриональных оболочек насекомых и позвоночных. Мне еще остается только обсудить другой взгляд, который я считаю совершенно противоречащим господствующим научным воззрениям. Именно, говорят, что если зародышевые листы и эмбриональные оболочки и одинаковы у различных типов, то все же их нельзя рассматривать, как гомологичные, потому что они принадлежат к разным типам. Против этого я хотел бы привести, что когда мы, например, производим позвоночных как вообще высоко организованный тип, от какого-либо предка, который принадлежал к низко стоящим типам животных, например к моллюскам (может быть, к туникатам) или червям (например, *Sagitta* или к сходным), то зародышевые листы впервые возникших позвоночных сравнимы с таковыми других типов, и если мы сравниваем зародышевые листы *Amphioxus* с таковыми червей и моллюсков, мы должны сделать то же с зародышевыми листами и других позвоночных. Далее, имеется ряд животных, которые занимают неопределенное положение между различными типами, несмотря на совершенное знание их развития, как, например, *Phoronis*; совершенно нельзя решить, принадлежит ли он к мшанкам или к червям; или *Sagitta*, которая по своей нервной системе чрезвычайно близка к моллюскам (как говорит Лейдиг),* и все же

* Leydig. Bau des Thierkörpers, S. 131.

едва ли можно с уверенностью решить, не принадлежит ли она к червям. Что же нам делать с зародышевыми листами этих животных? Можем ли мы сравнивать зародышевые листы *Phoronis* с таковыми червей или моллюсков? Можем ли мы сравнивать зародышевые листы *Sagitta* с таковыми червей, моллюсков или благодаря сходному развитию ее с таковыми иглокожих, или мы этого делать не можем? И тогда у каждого типа, у каждой сомнительной формы мы должны рассматривать органы как нечто sui generis; такой вывод отнял бы у нас всякую научную основу, и было бы невозможно говорить о какой-либо сравнительной анатомии или эмбриологии и тем менее о родстве типов, для которого мы находим у беспозвоночных доказательства на каждом шагу.[62] По всем этим причинам я считаю взгляд, что органы животных различных типов не могут быть гомологичными, неприемлемым.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

РАЗВИТИЕ И АНАТОМИЯ *SAGITTA*

ТАБЛИЦА I

(Увел. 220)

Рис. 1. Начинающееся впячивание бластодермы *a*: *h* — полость дробления.

Рис. 2. Впячивание одной половины бластодермы в другую закончено: *sb* — *верхний чувствительный*, или *сенсорный*, лист; *ub* — *нижний* лист; *d* — возникшая в результате впячивания полость.

Рис. 3. На местах *e* нижнего листа клетки становятся длиннее: *n* — отверстие, оставшееся от впячивания.

Рис. 4. Нижний лист образует двойную складку *e*, которая вдается в полость, образованную впячиванием.

Рис. 5. Лист окончательно образовался и разделяет образовавшуюся в результате впячивания полость в ее верхней части на три части, или слепых мешка *l*, *f*, *l'*. Над складкой *f*, на месте *o*, лист утончается.

Рис. 6. Верхний конец складки *f* слился с верхним листом на месте *o* и здесь образуется ротовое отверстие; оставшееся от впячивания отверстие *n* несколько сдвигается на сторону.

Рис. 7. Несколько более развившийся эмбрион: *o* — ротовое отверстие; *dd* — кишечножелезистый лист; *l* — полость тела; *df* — кишечноволокнистая пластинка; *hpl* — кожная пластинка; *n* — отверстие, оставшееся от первого впячивания.

Рис. 8. Тот же эмбрион в боковом оптическом поперечном разрезе.

Рис. 9. Оптический поперечный разрез того же эмбриона еще несколько повернутый, так что мы его теперь рассматриваем сверху.

Рис. 10. Весь эмбрион уже вытянулся в длину: *o* — ротовое отверстие; *dd* — кишечножелезистый лист; *df* — кишечноволокнистая пластинка; *hpl* — кожная пластинка; *sb* — верхний, или сенсорный, лист.

Рис. 11. Несколько более выросший эмбрион, лежащий согнутым в желточной оболочке. Кверху лежит головная часть, книзу хвост, в последнем видна еще не разделившаяся полость впячивания.

Рис. 12. Тот же самый эмбрион, рассматриваемый с другой стороны, чтобы показать соотношения клеточных слоев; буквы те же, что и на рис. 7 и 10.

ТАБЛИЦА II

Рис. 13. Только что вылупившаяся из яичной оболочки личинка с длинными, сидящими на коже осязательными волосками.

Рис. 14. Средняя часть той же личинки, сильно увеличенная: *el* — эпителий, выстилающий полость тела молодой *Sagitta*.

Рис. 15. Двухдневная *Sagitta*. Клеточный слой под эпителием сдвинулся на брюшную сторону, *kk''* — его границы на переднем и заднем концах. В передней части головы начинается образование мозга: *g* — зачаток яичников; *g''* — зачаток семенников.

Рис. 16. Свободно уже плавающая в море молодая *Sagitta* с еще сильно выдающимся брюшным ганглием, или так называемым брюшным седлом *n* (зарисовано по консервированному препарату).

Рис. 17. Поперечный срез той же *Sagitta* через брюшной ганглий, который полностью лежит в области верхнего листа: *m* — мезентерий; *l* — полость тела; *d* — кишечный эпителий и окружающая его Muscularis; *n* — нервный ганглий.

Рис. 18. Вид передней части головы той же самой *Sagitta* сбоку: *g* — мозг, или головной ганглий, *a* — глаз.

ТАБЛИЦА III

Рис. 19. Брюшной ганглий совершенно развитой *Sagitta*: *ss* — два нервных ствола, которые направляются кпереди, где соединяются с головным ганглием; *s's'* — два нервных ствола, идущих назад; по бокам ганглия отходят 12 пар нервов; *f* — волокнистая часть; *z* — клеточная часть.

Рис. 20. Поперечный срез через совершенно образовавшуюся *Sagitta*.

Рис. 21. Ее ганглий, сильнее увеличенный: *h* — центральная волокнистая часть внутренней, резко и ясно очерченной верхней полости; *h'* — разрывы, вероятно возникшие вследствие уплотнения; *d* — большие нервные клетки; *e* — эпителиообразные клетки, которые окружают, может быть, всю полость.

Рис. 22. Большие, лежащие по обе стороны ганглия нервные клетки; между ними — меньшие.

Рис. 23. Головной ганглий, на заднем конце которого лежит замкнутая капсула *sk*, которая, вероятно, функционирует как какой-либо орган чувств.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *EUAXES*

ТАБЛИЦА IV

Яйцо рассматривается с той стороны, которая потом становится спинной.

Рис. 1. Только что отложенное яйцо, со светлым пузырьком на поверхности, состоящей только из чистой, свободной от зернышек протоплазмы.

Рис. 2. Деление яйца, причем пузырек заостряется на поверхности *b* в направлении острого конца яйца.

Рис. 3. Светлый пузырек исчезает, и больший верхний шар дробления делится на два (*c* и *e*).

Рис. 4. Большой верхний правый шар *e* рис. 3 находится здесь в состоянии деления. Образуются четыре шара дробления, расположенные в характерном для первых стадий развития *Euaxes* положении.

Рис. 5. От каждого из двух шаров дробления (*c* и *e*) отделяется по одному маленькому шару, которые, однако, одновременно делятся сами, так что в конце процесса четыре маленьких шара занимают среднюю поверхность яйца. Эти четыре маленьких шара отличаются от больших красновато-коричневых шаров своей совершенно белой окраской.

Рис. 6. На шарах *d* и *f* образуются в направлении центра выпуклости, состоящие из белого вещества.

Рис. 7. Представленные на рис. 6 выпуклости верхнего и нижнего шаров дробления отделяются от последних, причем выпуклость, происходящая от шара *d*, сейчас же распадается на два меньших шара.

Рис. 8. Большой шар *g* распадается на два — нижний g' и верхний g''; меньшие шары тоже увеличиваются в числе.

Рис. 9. Шар g' дробится на шары *k* и k', а шар g'' — на g''' и g^{IV}.

Рис. 10. Шары g''' и g^{IV} распадаются на ряд шаров, потомки которых несколько крупнее, чем маленькие клетки, лежащие по краю. Шары *k* и k' остаются без изменения. Четыре больших шара распадаются на несколько меньших.

Рис. 11. Маленькие клетки, покрывающие поверхность яйца и одинаковые по размерам, начинают обрастать шары *k* и k'.

Рис. 12. Одновременно с очень значительным увеличением числа клеток по их краю замечается белая кайма, начинающаяся от больших клеток *k* и k'.

ТАБЛИЦА V

Рис. 13. Представляет распространение слоя, состоящего из маленьких клеток, над всей спинной поверхностью яйца, причем белая кайма теперь лежит у самого края.

Рис. 14. Яйцо, рассматриваемое с брюшной стороны; белая кайма перешла на брюшную сторону яйца.

Рис. 15. Эмбрион сзади, где еще можно видеть крупных потомков шаров k и k' (рис. 10).

Рис. 16. Белые каемки, или зародышевые полоски, настолько распространились, что занимают больше половины яйца; их протяжение на спинной стороне яйца нарисовано вне яйца.

Рис. 17 и 18. Тот же самый эмбрион. Рис. 17 — его передняя, рис. 18 — его задняя части. На передних концах зародышевой полоски верхний лист тоже значительно утолщен.

Рис. 19, 20 и 21. Эмбрион сбоку, сверху и снизу, чтобы показать положение зародышевой полоски и ее сравнительное распространение.

Рис. 22 и 23. Уже значительно далее развившийся эмбрион, зародышевая полоска которого на рис. 23 представляет ту же стадию, которую Ратке (Entwickelungsgeschichte der Hirudineen) на своей табл. V определяет как распад зародышевой полоски на цепочку ганглиев и мускульные сегменты.

ТАБЛИЦА VI

Рис. 24. Поперечный срез через два шара, чтобы показать первое отделение маленьких средних клеток.

Рис. 25. Поперечный срез через стадию рис. 5, где мы находим оба маленьких шара уже отделившимися.

Рис. 26. Поперечный срез через стадию рис. 8, через шар g'': *nn* — маленькие клетки, которые отделились на рис. 5 и затем размножились; g'' — большая клетка, происходящая от заднего шара дробления; l — новая клетка, отделяющаяся от нижнего шара дробления, содержащая много желточных зерен: ядра обеих клеток еще полностью не отделились друг от друга; h — совершенно отделившаяся клетка.

Рис. 27. Поперечный срез через стадию рис. 10: *I* — верхний лист, клетки которого происходят из клеток n и g'' предыдущего рисунка; *II* — средний лист, клетки которого происходят из клеток l и h рис. 26; *III* — нижний лист, или кишечножелезистый зачаток.

Рис. 28. Поперечный срез через стадию рис. 12. Верхний и средний листы распространяются, и клетки первого образуют две кучки *nn*, каждая из четырех клеток.

Рис. 29. Поперечный срез через стадию рис. 13 или через несколько более старшего эмбриона; клетки верхнего листа распространяются быстрее, чем среднего.

Рис. 30. Зародышевые полоски *ks* лежат по сторонам яйца и направляются к его брюшной стороне.

ТАБЛИЦА VII

Рис. 31. Поперечный срез через эмбрион рис. 18; обе зародышевые полоски *ks* уже видны на брюшной стороне.

Рис. 32. Поперечный срез через эмбрион рис. 17. Клетки верхнего листка, лежащие здесь на зародышевой полоске, уже стали в некоторых местах двухслойными.

Рис. 33. Поперечный срез через тот же эмбрион, несколько ближе к головному концу.

Рис. 34. Поперечный срез через середину эмбриона рис. 20: *d* — кишечножелезистый зачаток; *df* — кишечноволокнистая пластинка; *mp* — мускульная пластинка; *n* — нервные пластинки в верхнем листе; *aa* — две клетки, занимающие среднюю линию между сомкнувшимися зародышевыми полосками и покрытые мерцательными ресничками; *c* — клетки среднего листа, из которого происходят светлые нити, лежащие под внутренним нервным стволом.

Рис. 35. Продольный срез через тот же эмбрион, чтобы показать образование полости тела в первичных сегментах и образование диссепиментов.

Рис. 36. Поперечный срез через заднюю часть эмбриона рис. 23. Расположение частей в основном такое же, как и на предыдущем рисунке, только ядра клеток кишечножелезистого зачатка оставили свое центральное положение, приближаясь к верхней поверхности клеток.

Рис. 37. Поперечный срез того же эмбриона из средних частей тела.

ТАБЛИЦА VIII

Рис. 38. Поперечный срез из переднего конца того же эмбриона. Клетки ганглиев уже значительно отделились: *s* — продольный срез сегментарного органа; *df* — кишечноволокнистая пластинка; между последней и кишечножелезистым зачатком образуется кучка клеток около *g*, представляющая закладку брюшного сосуда.

Рис. 39. Поперечный срез через заднюю часть несколько более развитого эмбриона. Ганглий полностью отделился от верхнего листа. Ядра на поверхности кишечножелезистого зачатка вместе с окружающей

их протоплазмой образуют во многих местах сплошной слой. Все промежуточное пространство еще заполнено плотно прилегающими друг к другу шарами.

Рис. 40. Поперечный срез через среднюю часть того же эмбриона. Ядра и окружающая их протоплазма периферических клеток кишечно-железистого зачатка размножились; но клетки лежат рыхло и, видимо, находятся в состоянии распада.

Рис. 41. Поперечный разрез через переднюю часть того же эмбриона: *s* — сегментарный орган; *bb* — железы, образующие щетинки. Ядра и окружающая их протоплазма выстилают теперь внутреннее пространство кишечного канала и от желточных шаров остались только бо́льшие или меньшие скопления.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *LUMBRICUS*

ТАБЛИЦА IX

(Увел. 220)

Рис. 1—8 представляют *Lumbricus agricola* Burm., остальные — яйца *Lumbricus rubellus* v. Grube.

Рис. 1. Деление ядра и яйца: *r* — направительный пузырек.

Рис. 2. Три шара дробления.

Рис. 3. Два меньших шара и больший нижний дробятся каждый на два и так возникает шесть шаров.

Рис. 4. Кучка клеток, возникшая посредством нового деления шаров дробления.

Рис. 5. То же самое в оптическом продольном разрезе; в середине видно неправильное щелеобразное пространство как намек на полость дробления.

Рис. 6. Дальнейшая стадия дробления.

Рис. 7. Кучка клеток, несколько уплощенная после закончившегося дробления, рассматриваемая снизу, где все средние клетки свободны от зернышек и обладают сильно преломляющим свет содержимым.

Рис. 8. Та же стадия в поперечном оптическом разрезе: *b* — верхний слой клеток; *d* — нижний слой клеток.

Рис. 9. Впячивание нижнего слоя клеток, которое на одном конце происходит скорее: *a* — клетки верхнего листа.

Рис. 10. Оптический продольный разрез того же эмбриона. Клетка *m* нижнего листа несколько вытесняется наверх в направлении полости дробления.

Рис. 11. Впячивание нижнего слоя клеток пошло еще дальше и возникла довольно замкнутая полость, которая открывается наружу посредством отверстия *o*; *b* — задняя граница полости.

Рис. 12. Та же стадия, представленная в оптическом продольном разрезе; выступившая из нижнего листа клетка *m* закруглилась и увеличилась; клетки *aa* рис. 9 и 10 распались на несколько меньших клеток.

Рис. 13. Полость впячивания замкнулась еще больше: *o* — отверстие полости наружу.

Рис. 14. Оптический, несколько боковой, продольный разрез: *d* — клетки, выстилающие образовавшуюся теперь полость кишки, следовательно кишечножелезистый лист; *m* — клетки среднего листа; *h* — роговой лист.

Рис. 15. Эмбрион вытягивается в длину. Средний лист преобразуется в зародышевую полоску; у *o'* мы находим клеточную стенку, которая представляет развивающийся теперь пищевод.

Рис. 16. Поперечный срез уплотненного в хромовой кислоте эмбриона рис. 15 при том же увеличении: *d* — кишечножелезистый лист; *m* — клетки среднего листа; *h* — роговой лист.

ТАБЛИЦА X

Рис. 17. Уже свободно плавающий в белке эмбрион *Lumbricus rubellus*: *k* — зародышевая полоска со своей большой задней клеткой.

Рис. 18. Несколько более развитый эмбрион с брюшной стороны: *o* — ротовое отверстие распавшейся на первичные сегменты зародышевой полоски.

Рис. 19. Поперечный срез того же эмбриона: *d* — кишечножелезистый лист, клетки которого книзу становятся более плоскими; *m* — средний, или мускульный, лист; *h* — роговой лист.

Рис. 20. Зародышевая полоска уже $2^1/_2''$ эмбриона *Lumbricus agricola*: *n* — нервные пластинки; *o* — ротовое отверстие; *a*, *a'*, *a''* — сегментарные органы на разных стадиях развития; *d* — диссепименты.

Рис. 21. Образование сегментарного органа у *Lumbricus agricola*: *I* — его первое появление в виде впячивания задней стенки диссепимента; *II* — уже трубкообразный сегментарный орган; *III* — тот же орган, делающий несколько изгибов.

Рис. 22. Поперечный срез через заднюю треть зародышевой полоски рис. 20; средний лист уже расщепился на кишечноволокнистую пластинку *df* и кожномускульную пластинку *hp* с нервной пластинкой *n*.

ТАБЛИЦА XI

Рис. 23. Эмбрион *Lumbricus agricola*, уже значительно развившийся: *o* — пищевод; *d* — наполненное белком пространство; *g* — граница зародышевой полоски и Sinus terminalis.

Рис. 24. Кусок из середины того же эмбриона, сильно увеличенный: *gg'* — граница зародышевой полоски и заключенный в ней тяж еще двойного спинного сосуда; *q* — поперечные ветки, направляющиеся от брюшного сосуда к спинному; *s* — тонкие сосудистые стволы, направляющиеся к спине над слоем кишечножелезистого листа, покрывающим белок.

Рис. 25. Поперечный срез края распространения среднего листа: *db* — кишечножелезистый лист; *g* — боковой спинной сосуд. Увел. 505.

Рис. 26. Поперечный срез через заднюю часть эмбриона с уже почти замкнутой спиной: *n* — нервная пластинка, еще лежащая в области верхнего листа; *hp* — кожномускульная пластинка среднего листа; *df* — кишечноволокнистая пластинка; *d* — кишечножелезистый лист. Увел. 220.

Рис. 27. Поперечный срез через тот же эмбрион из середины: *n* — нервный ганглий, уже отделившийся от верхнего листа; остальные, как на рис. 26. Увел. 220.

Рис. 28. Поперечный срез через тот же эмбрион из передней части тела: *n* — нервный ганглий, уже всюду окруженный клетками среднего листа; под ним три гиалиновые нити *h*, происходящие из среднего листа. Увел. 220.

РАЗВИТИЕ *HIDROPHILUS PICEUS*

ТАБЛИЦА XII

(Увел. 30)

Рис. 1. Первая щитообразная закладка эмбриона, состоящая из двух параллельных продольных утолщений бластодермы; эти утолщения переходят на обоих концах эмбриона друг в друга.

Рис. 2. Несколько далее развившийся эмбриональный зачаток, в средней части которого уже намечается род первичных сегментов; края зачатка несколько приподнимаются на яйце, так что ограничивают желобок.

Рис. 3. Эмбриональный зачаток распространился также на задний конец яйца, и края желобка смыкаются уже на его середине, вблизи заднего конца.

Рис. 4. Желобок почти всюду замкнулся; хвостовая складка эмбриональных оболочек уже переходит на брюшную сторону яйца и покрывает задний конец замкнутого желобка. Места на брюшной стороне, на которых также скоро образуются складки эмбриональных оболочек, намечены утолщениями бластодермы.

Рис. 5. Хвостовая складка эмбриональных оболочек уже продвинулась несколько больше вперед.

Рис. 6. Складка эмбриональных оболочек окружает эмбриональную закладку со всех сторон: *k* — головная лопасть; *t* — торакальные сегменты.

Рис. 7. Эмбриональный зачаток, теперь уже зародышевая полоска, придвигается близко к переднему концу яйца; головные лопасти покрывают всю нижнюю поверхность яйца; *o* — место зародышевой полоски, еще не покрытое эмбриональными оболочками.

Рис. 8. Эмбриональные оболочки уже совершенно замкнулись, и передний конец зародышевой полоски надвигается на передний конец яйца. Можно отличить уже 17 первичных сегментов. Зародышевая полоска переходит на переднем и на заднем концах яйца на спинную сторону.

ТАБЛИЦА XIII

Рис. 9. Зародышевая полоска начинает стягиваться, так что снова ее передний и задний концы переходят на брюшную сторону; ротовое отверстие *o* уже образовалось, и по его сторонам вырастают от головной лопасти *k* усики *f*. На первом, втором и третьем сегментах начинается образование челюстей, нижних челюстей и нижних губ. На трех следующих начинается закладка трех пар ног. На седьмом сегменте, т. е. на первом брюшном сегменте, находится также бугорок, который похож на остальные конечности. Вдоль середины всей зародышевой полоски видно слабое желобообразное углубление.

Рис. 10. Зародышевая полоска на переднем и заднем концах уже полностью перешла на брюшную сторону яйца. Перед ротовым отверстием видна двухлопастная верхняя губа, а на его сторонах, между

ним и головной, или глазной, лопастью, видны усики *f*. Первый сегмент почти исчез. На брюшных сегментах, начиная со второго образовались в боковых частях каждого сегмента круглые впячивания, окруженные широкими, валикообразными возвышениями. Anus уже образовался и от него тянется желобок до ротового отверстия.

Рис. 11. Вся зародышевая полоска, снятая с яйца и представленная в проходящем свете. Нервная система уже заложена в форме парных ганглиев; по ее сторонам лежат ротовые части, конечности и брюшные зачатки. Отверстия стигм еще окружены значительным валиком.

Рис. 12. Зародышевая полоска покрывает всю брюшную сторону яйца. Отверстия стигм стали маленькими и находятся на всех задних сегментах, начиная от второго грудного сегмента. Брюшные ганглии уже намечены во всех своих частях, и по обеим сторонам тяжа видны на всех брюшных сегментах значительные выступы внешней кожи.

Рис. 13. Передний и задний концы зародышевой полоски значительно перешли на спинную сторону; с брюшной стороны видны концы усиков, ротовые части и челюстные и губные щупики. От пары ног на первом брюшном сегменте остались только бугоркообразные выступы. Пунктирные линии на других брюшных сегментах намечают такие же и меньшие бугорки.

Рис. 14. Тот же эмбрион, наблюдаемый со спинной стороны. На переднем конце видно в е р х н ю ю г у б у, по ее сторонам — у с и к и и дальше назад — обе просвечивающие мозговые лопасти *h*: *rp* — спинная пластинка; *rd* — ее края, которые на заднем конце уже несколько подняты; *d* — желток, не покрытый спинной пластинкой; *st* — закладка хвостовых щупиков, лежащих по бокам заднего конца зародышевой полоски, которая несколько прикрыта спинной пластинкой.

Рис. 15. Края спинной пластинки поднимаются и образуют сзади замкнутый мешок.

Рис. 16. Спинная пластинка замкнулась в трубку, которая еще имеет выход наружу через отверстие *o*.

Рис. 17. Брюшная сторона эмбриона перед его вылуплением; хвост снова лежит на брюшной стороне.

ТАБЛИЦА XIV

Рис. 18. Задний конец яйца в первый период развития (рис. 3). Увел. 30.

Рис. 19. Только что вылупившаяся личинка *Hydrophilus* с брюшными зачатками, которые выступают также с боков. Увел. 30.

Рис. 20. Поперечный срез через стадию рис. 2; видно, что бластодерма всюду однослойна и что клетки значительно выше только на дне и боках желобка. Увел. 120.

Рис. 21. Поперечный срез через стадию рис. 3 вблизи смыкающихся краев желобка. Увел. 120.

Рис. 22. Поперечный срез эмбриона рис. 6 на месте закладки головной лопасти *k*; *f* — складка эмбриональных оболочек. Клетки дна желобка распадаются на неправильно распределенные клетки. Увел. 120.

Рис. 23. Поперечный срез эмбриона рис. 5 (вблизи буквы *a*): *a* — амнион; *s* — серозная оболочка; *r* — почти замкнутый желобок.

ТАБЛИЦА XV

Рис. 24. Поперечный срез через задний конец того же эмбриона, чтобы показать, что зародышевая полоска здесь переходит также на спинную сторону и что между амнионом и серозной оболочкой вклинены желточные ядра и зародышевая полоска здесь до известной степени становится внутренней. Увел. 70.

Рис. 25. Поперечный срез эмбриона рис. 6 из торакальной области, где стоит буква *t*. Клетки, образующие теперь уже замкнутый желобок, т. е. трубку, теряют свой цилиндрический вид, становятся округлыми и не лежат столь плотно вместе — становятся, как говорят, дезагрегированными. Увел. 120.

Рис. 26. Поперечный срез через эмбрион рис. 8; округленные клетки замкнутой трубки распространяются под внешний клеточный слой и образуют второй лист: *a* — верхний, или сенсорный, лист. Увел. 98.

Рис. 27. Поперечный срез эмбриона рис. 10 из брюшной области, между двумя образующимися впячиваниями стигм. Клетки верхнего листа стали меньше и только в области нервной пластинки они несколько длиннее. Нижний лист в середине как бы разорван, на его обоих концах видна полость, всюду ограниченная нижним листом.

Рис. 28. Поперечный срез того же эмбриона из брюшной части через закладку стигмы.

Рис. 29. Поперечный срез того же эмбриона через образующиеся конечности. Верхний лист в нервных пластинках уже состоит из двух клеточных слоев. Второй лист не имеет разрыва в середине.

Рис. 30. Поперечный срез через эмбрион рис. 11, из брюшной области через отверстие стигмы. От нервных пластинок отделились две кучки клеток, образующих ганглий. Нижний лист протягивается из области, где он окружает полость *h*, довольно далеко на желток, в направлении средней линии: *df* — кишечноволокнистая пластинка; *db* — кишечножелезистый лист.

ТАБЛИЦА XVI

Рис. 31. Поперечный срез через брюшную часть эмбриона рис. 12. Этот рисунок представляет почти те же отношения, как и предыдущий, с той только разницей, что ганглий уже почти вполне отделился от верхнего листа; только его средняя часть еще непосредственно связана с клетками здесь очень глубокого желобка.

Рис. 32. Поперечный срез через тот же эмбрион вблизи заднего конца тела. Нервный ганглий уже совершенно отделился от верхнего листа; полости *h* не видно и следа, и лист, на других рисунках лежащий под полостью, покрывает желток снизу; *m* — поперечные срезы мальпигиевых сосудов.

Рис. 33. Поперечный срез того же эмбриона еще ближе к заднему концу. Мальпигиевы сосуды открываются посредством двух стволов в замкнутый снизу кишечник. Кишечная стенка снизу совершенно сомкнулась.

Рис. 34. Поперечный срез из брюшной области эмбриона рис. 13. Эмбриональные оболочки разорваны; оба главных трахейных ствола теперь далеко отстоят от отверстия стигм. Нервные ганглии полностью окружены верхними клетками нижнего листа. Стенки кишечника поднимаются почти до половины желтка и гораздо толще на верхнем конце. Спинная пластинка состоит из очень больших цилиндрических клеток.

Рис. 35. Поперечный срез через спинную пластинку того же эмбриона из заднего конца; края пластинки поднимаются для образования желобка.

Рис. 36. Поперечный срез через эмбрион рис. 15 из области, где спинная пластинка сверху уже замкнулась.

Рис. 37. Поперечный срез через эмбрион рис. 16. Стенки кишечника значительно распространились и приближаются к спинной трубке.

Рис. 38. Поперечный срез через спинную трубку еще несколько более развитого эмбриона. Стенки кишечника, как и клетки среднего листа

приближаются к своему замыканию, а спинная трубка довольно глубоко внедряется в желток.

Рис. 39. Кишечные стенки на спине над желобком сомкнулись; просвет спинной трубки становится много меньше и мало-помалу исчезает. Над стенками кишки образовалось из клеток среднего листа сердце. Ганглии уже дифференцировались на периферическое клеточное вещество и центральные нити.

РАЗВИТИЕ *APIS MELLIFICA*

ТАБЛИЦА XVII

(Увел. 70)

Рис. 1. Появление бластодермы в виде отдельных выступающих клеток: *o* — верхний, или головной, конец яйца; *u* — нижний, или задний конец; посредством последнего яйцо прикреплено ко дну ячеи.

Рис. 2. Первое появление клеток бластодермы. Сильно увеличено.

Рис. 3. Широкий желобок, занимающий верхнюю часть яйца; желток на переднем и заднем концах несколько отступил от бластодермы; *a* — начинающееся образование головной складки.

Рис. 4. То же самое яйцо, рассматриваемое сбоку: от *a* до *n* тянется желобок; *a* — задний конец приподнимающейся сзади складки.

Рис. 5. Желобок замкнут на переднем конце и еще совершенно открыт на заднем: *kf* — головная складка.

Рис. 6. Желобок открыт только на заднем конце; головная складка *kf* уже частично покрывает передний конец яйца.

Рис. 7. То же яйцо сбоку: *kf* — головная складка, состоящая из амниона *am* и серозной оболочки *sh*.

Рис. 8. Еще несколько более развитое яйцо; от желобка видна лишь незначительная щель совсем на заднем конце яйца. Складка эмбриональных оболочек уже покрывает переднюю треть яйца.

Рис. 9. Складка эмбриональных оболочек уже покрыла почти всю переднюю часть зародышевой полоски; свободной остается только часть заднего конца.

Рис. 10. То же яйцо, рассматриваемое сбоку. Видно распространение зародышевой полоски на обоих концах яйца: *a* — дно головной складки на спине.

ТАБЛИЦА XVIII

Рис. 11. Задний конец еще более развившегося эмбриона; непокрытым остается только задний, несколько заостренный конец; *a* — дно головной складки на спине; на месте *ob* желток некоторое время после образования серозной оболочки остается покрытым только ею.

Рис. 12. Схождение складок эмбриональных оболочек на заднем конце яйца; вся задняя спинная часть желтка остается после замыкания складки на заднем конце короткое время непокрытой стенками тела, но вскоре она замыкается также и здесь.

Рис. 13. Эмбрион, лежащий в серозной оболочке; на переднем конце наблюдается образование передней части головы *vk* и зачатков ротовых частей.

Рис. 14. *a*, *b*, *c* — ротовые части; *s* — стигмы; *d* — желток, просвечивающий благодаря происходящему здесь продольному расщеплению среднего листа.

Рис. 15. Кроме трех пар ротовых частей, еще видны три пары ножных зачатков *f*; *k* — головная лопасть, в середине которой видны бугоркообразные закладки усиков *t*; *d* — отверстия двух железистых трубок, образованных впячиванием; *s* — стигмы, продолжающиеся до первого грудного сегмента.

Рис. 16. Эмбрион, желток которого на спинной стороне на своем переднем и заднем концах покрыт кишечножелезистым листом: *r* — край распространения кишечножелезистого листа на боковые части желтка; *gl* — мозговая лопасть; *t* — усики; *md* — мандибулы; *mx* — максиллы; *ut* — нижняя губа; *f* — зачаток ноги; *n* — нервная пластинка.

Рис. 17. Готовый вылупиться эмбрион: *n* — цепочка ганглиев; *g* — мозг; *s* — стигмы; *d* — железистая трубка; *m* — мальпигиевый сосуд; *oe* — пищевод; *a* — анус; *f* — утолщенные места кожи, которые представляют ножные бугорки.

Рис. 18. Тот же эмбрион, рассматриваемый со спины: *h* — сердце; *g* — двухлопастный с каждой стороны мозг. Лежащие по обеим сторонам средней линии мозговые части соединяются очень тонким мостом, лежащим на переднем конце мозга; *oe* — округлый отдел пищевода перед его впадением в кишечник.

ТАБЛИЦА XIX

Рис. 19. Только что вылупившаяся личинка пчелы, рассматриваемая с брюшной стороны: *v* — удлиненная передняя часть головы или верхняя губа; *md* — мандибулы; *mx* — максиллы; *u* — возникшая

благодаря слиянию обоих нижних бугорков ротовых частей нижняя губа с замкнутым карманом *t*, в который впадают обе железистые трубки *ds*; *tr* — боковые трахейные стволы со своими соединительными ветвями под цепочкой ганглиев, из которых к ганглиям отходят более тонкие ветви; *g* — парные ганглии, связанные между собой посредством коротких коммиссур; *ts* — три пары торакальных дисков: *fs* — три пары ножных дисков.

Рис. 20. Поперечный срез через яйцо рис. 3, из места x; здесь видно углубляющееся дно желобка. Увел. 70.

Рис. 21. Часть того же поперечного среза, сильно увеличенная, чтобы точнее показать отношения клеток; *k* — ядра в желтке. Увел. 303.

Рис. 22. Поперечный срез того же эмбриона из места xx. Края углубляющегося дна желобка *p* по бокам уже покрыты верхним листом. Увел. 70.

Рис. 23. Поперечный срез через яйцо рис. 5 из места x; углубляющийся клеточный слой уже значительно распространился и в большей своей части покрыт клетками верхнего листа; *rr* — границы желобка. Увел. 303.

Рис. 24. *A* — поперечный срез эмбриона рис. 6 из места x. Впятившийся слой на своем верхнем конце уже выгнулся для образования кишечножелезистого листа *db* (увел. 303); *B*, *k* — ядро из желтка с окружающей его протоплазмой (увел. 505).*

Рис. 25. Поперечный срез через эмбрион рис. 14 из середины. Нижний лист разорван посредине. Весь эмбрион окружен только серозной оболочкой.

Рис. 26. Поперечный срез через эмбрион рис. 15 из середины, между стигмами: *d* — железа; *t* — трахейный ствол; *db* — кишечножелезистый лист, покрывающий спинную сторону желтка и на левой стороне распространяющийся также на нижнюю часть; *nn* — нервные пластинки, от которых уже отделяются ганглии.

Рис. 27. Часть поперечного среза рис. 16, проведенного через отверстие стигмы и сильно увеличенного: *s* — отверстие стигмы; *d* — поперечный срез железистой трубки; *m* — клетки среднего листа, которые у *o* образуют род складки и, распространяясь на желтке, создают кишечножелезистый лист; *D* — желток со своими ядрами, окруженный довольно толстым и крепким слоем. Увел. 303.

Рис. 28. Поперечный срез через среднюю часть эмбриона рис. 17: *d* — железы; *t* — трахейный ствол; на противоположной стороне видны

* [На оригинале рис. 6 указанное место крестиком не помечено. — *Ред.*].

также стигмы; *g* — ганглий; *db* — кишечножелезистый лист, или верхний эпителий кишечного канала; *m* — два ряда клеток, или, точнее, ядер, которые, переходя книзу в два ясных мускула, доходят вверху до сердца *h*. Под эпителием кишечного канала лежит слой протоплазмы со многими включенными в нее ядрами. Увел. 120.

Рис. 29. Верхняя часть поперечного среза, изображенного на рис. 28, сильнее увеличенная: *h* — сердце с несколькими кровяными тельцами; *a* — внешняя кожа; *db* — кишечножелезистый лист; *k* — ядра, из которых многие скучены и лежат в прозрачном, похожем на протоплазму веществе; *m* — ряды ядер с протоплазмой. Из нижнего ряда этих клеток возникает кишечноволокнистый лист, а из верхнего — мускулы и, быть может, также и клетки жирового тела; *hm* — клетки, которые прикреплены к коже и от которых отходят отростки, направляющиеся к внешнему тяжу ядер и сливающиеся с ним. Увел. 505.

Рис. 30. Поперечный срез через яйцо рис. 1. Два клеточных слоя я рассматриваю как полученные искусственно; клетки *I* и *II* соответствуют обозначенным так же клеткам рис. 2.

РАЗВИТИЕ *LEPIDOPTERA*

Рис. 1. Яйцо *Pterophorus pentadactylus*; после образования бластодермы ее клетки утолщаются на одном краю, благодаря чему образуется зародышевая полоска; при этом на ее заднем и переднем концах вырастает складка, покрывающая зародышевые полоски.

Рис. 2. То же яйцо несколько более развитое; зародышевая полоска внутри больше покрывается складками эмбриональных оболочек. Желток на тех местах, где он граничит с клетками бластодермы, распадается на глыбы.

Следующие рисунки представляют развитие *Sphinx populi*.

Рис. 3. Зародышевая полоска, еще лежащая на поверхности бластодермы.

Рис. 4. Поперечный срез изображенной на рис. 3 зародышевой полоски.

Рис. 5. Поперечный срез несколько более развитого эмбриона; складки эмбриональной оболочки уже значительно развиты. Средняя часть зародышевой полоски образует очень слабый желобок — начинающееся образование второго листа.

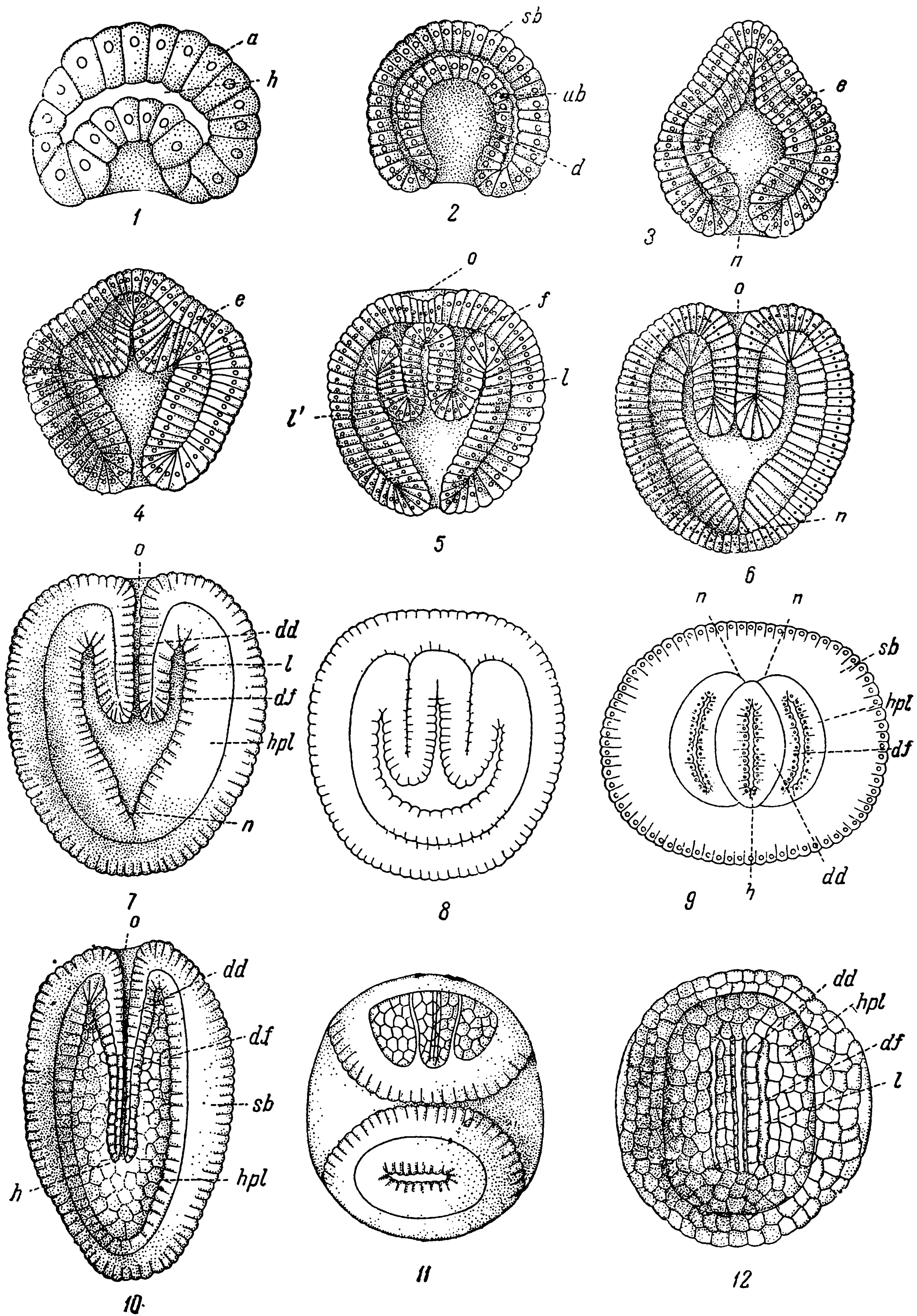
Рис. 6. Поперечный срез еще более развитого эмбриона. Складки эмбриональной оболочки уже покрывают обе стороны и оба конца зародышевой полоски. Клетки желобка распадаются на несколько меньших и сдвигаются под края зародышевой полоски.

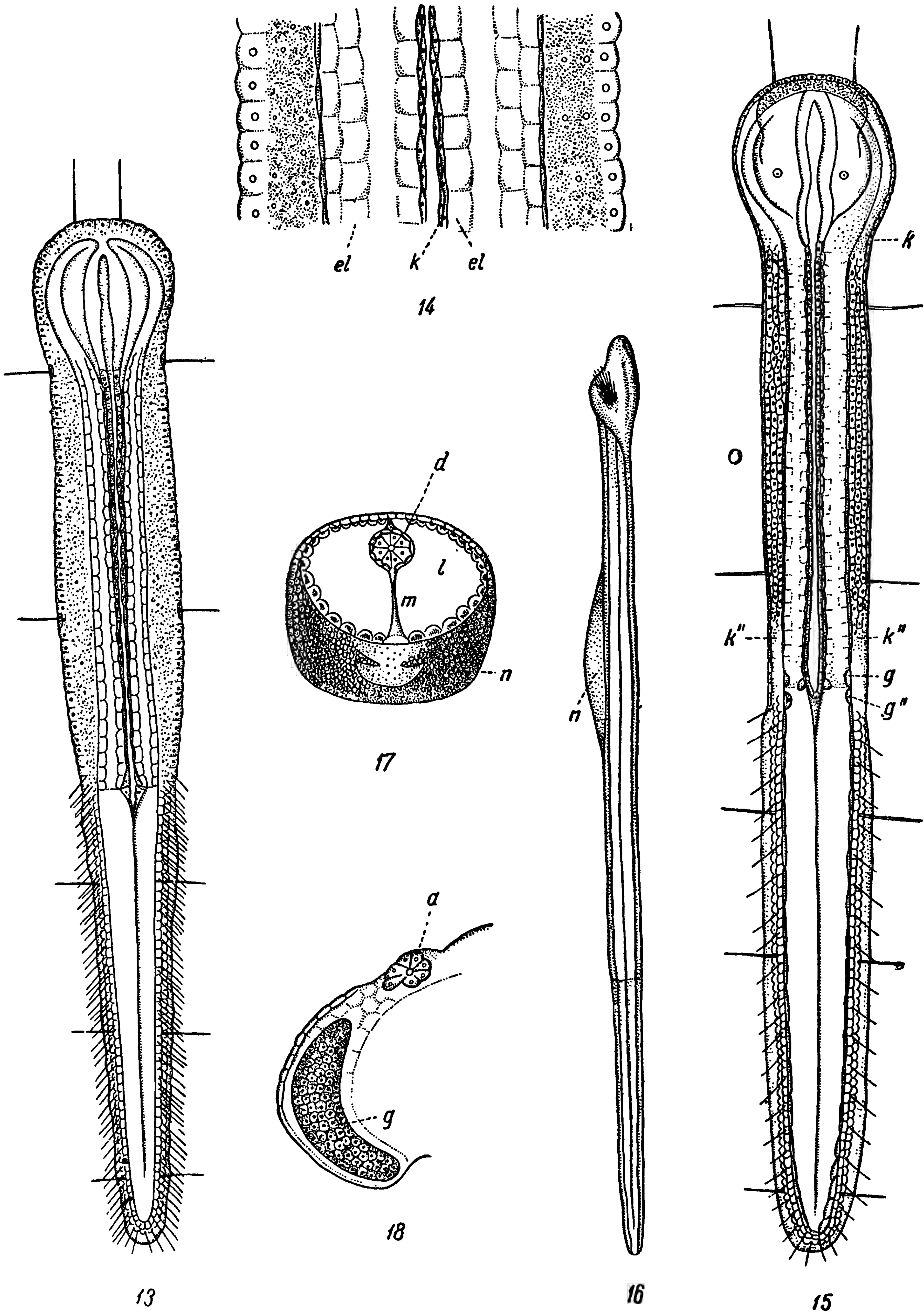
Рис. 7. Боковые части зародышевой полоски сблизились, и клетки, которые образовывали желобок, лежат теперь под верхним листом.

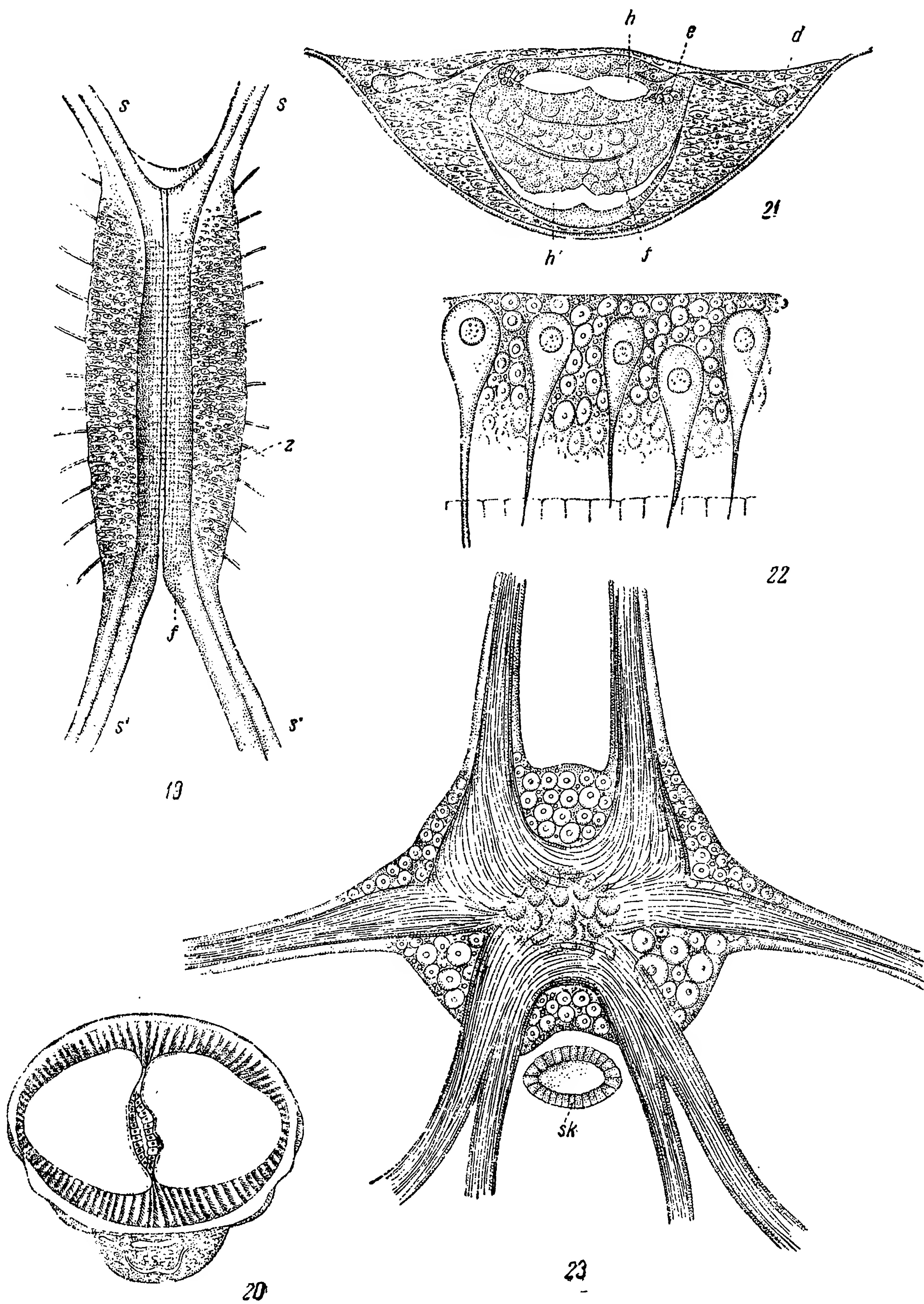
Рис. 8. Зародышевая полоска, уже целиком покрытая эмбриональными оболочками; она погрузилась в желток и образует там полукруг, изображенный в одной плоскости: *k* — головная лопасть; *t* — зачаток щупальца; *m* — сегменты, на которых образовались ротовые части; *f* — три сегмента с зачатками ног.

Рис. 9. Поперечный срез через эту зародышевую полоску в ее естественном положении в яйце: *s* — серозная оболочка, которая после замыкания эмбриональных складок отделилась от амниона *am* посредством слоя проникших сюда желточных шаров; *h* — верхний, или роговой, лист; *m* — второй лист, на краях которого видно образование кишечножелезистого листа.

Рис. 10. Значительно развитая зародышевая полоска, освобожденная от желтка; *t* — щупальце; *ob* — верхняя губа; *md* — мандибулы, *mx* — максиллы; *ut* — нижняя губа; *f'*, *f''*, *f'''* — ноги.


a
h
1
sb
ub
d
2
e
3
n
e
4
o
f
l
l'
5
o
n
6
o
dd
l
df
hpl
n
7
8
n
n
sb
hpl
df
h
dd
9
o
dd
df
sb
h
hpl
10
11
dd
hpl
df
l
12


el
k
el
14
k
O
k"
k"
g
g"
d
l
m
n
17
n
a
g
18
13
16
15


h
e
d
21
h'
f
s
s
z
f
s'
s'
19
22
23
sk
20

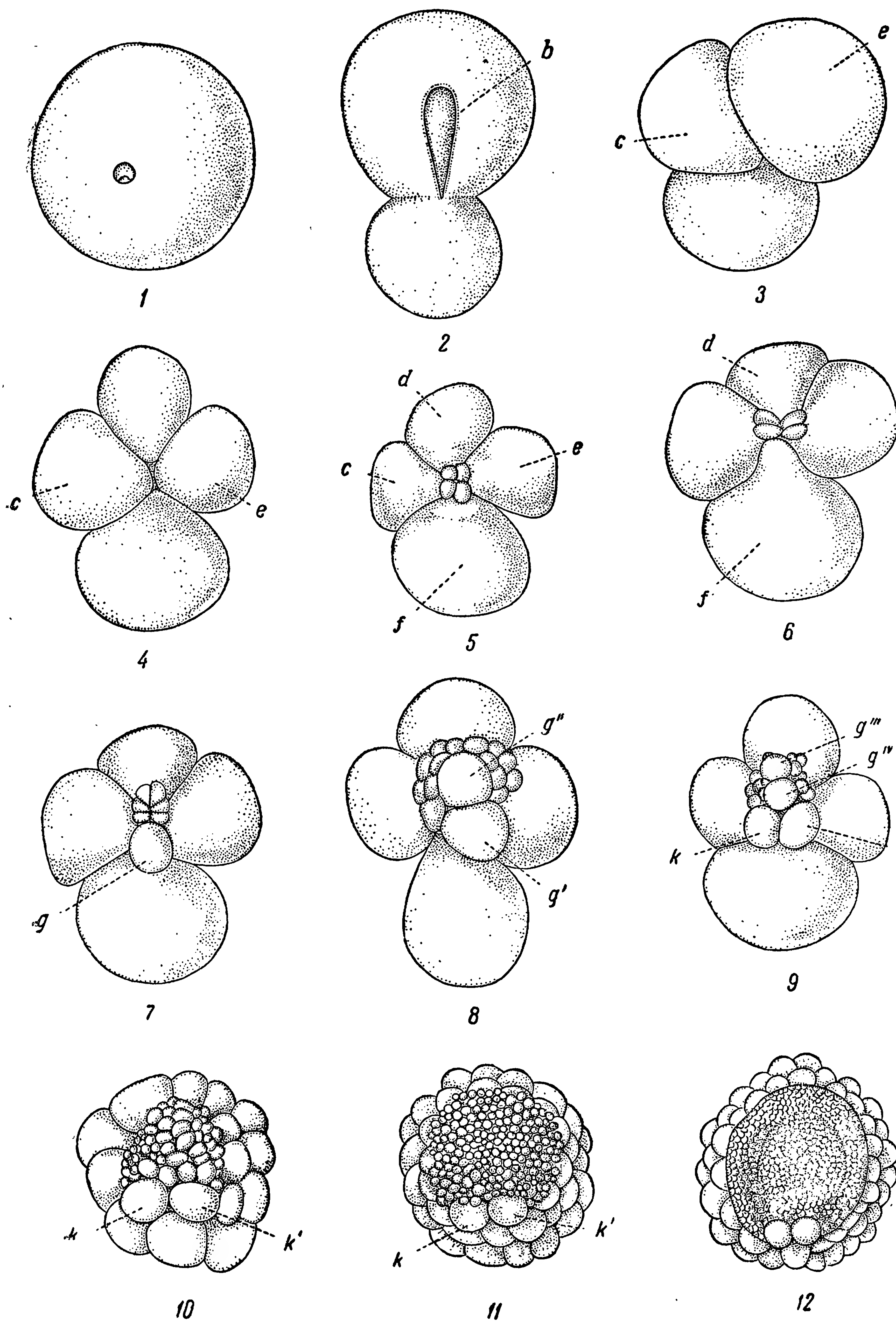
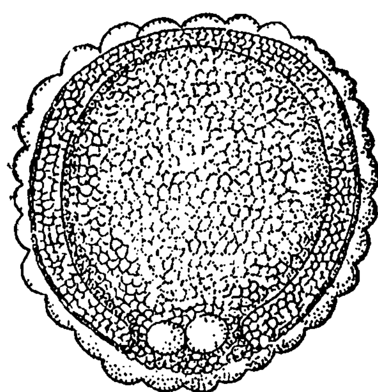
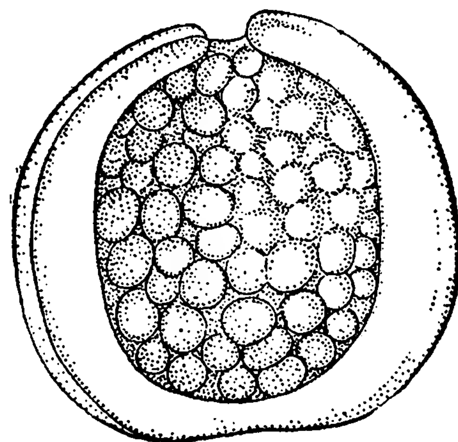

b
e
c
c
e
d
c
e
f
d
f
g
g''
g'
g'''
g''
k
k
k'
k
k'
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

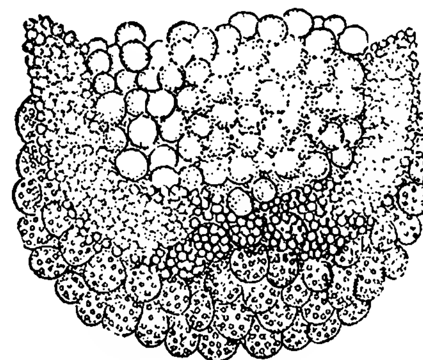
ТАБЛИЦА V



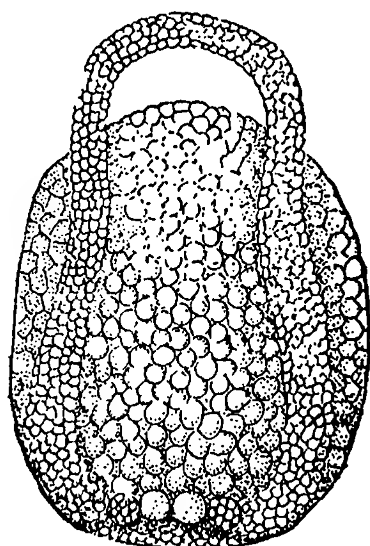
13



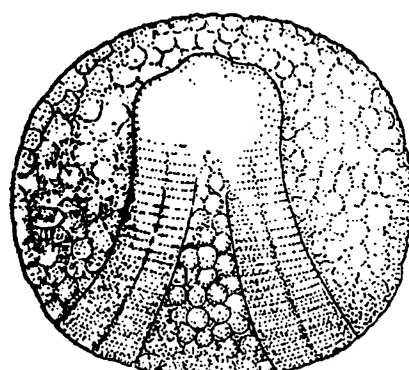
14



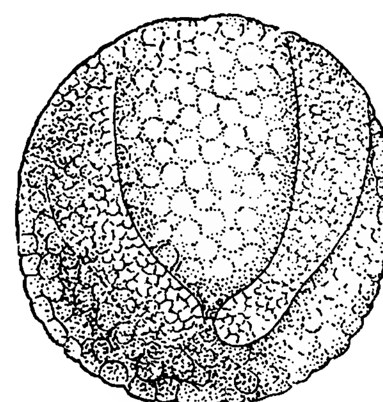
15



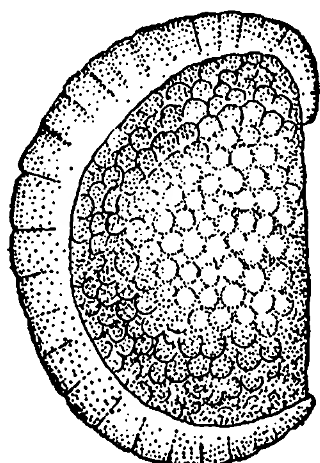
16



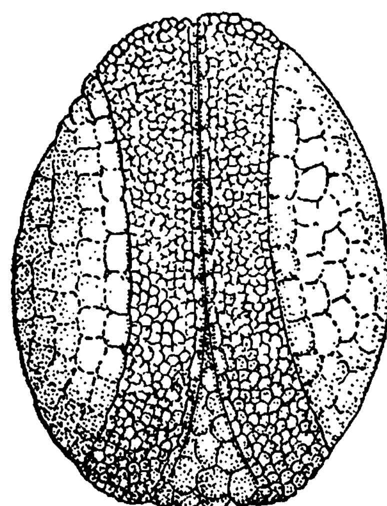
17



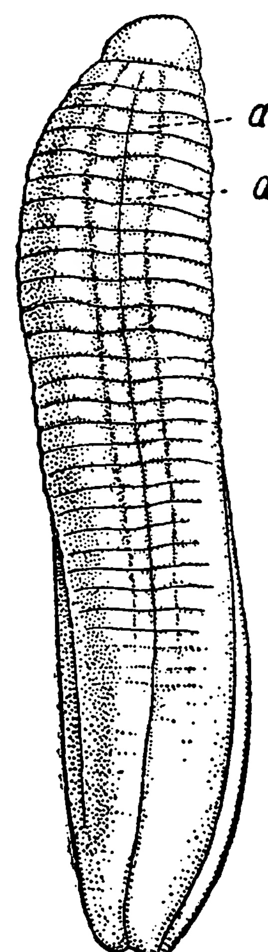
18



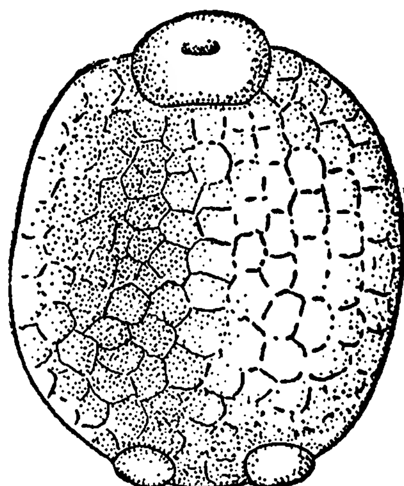
19



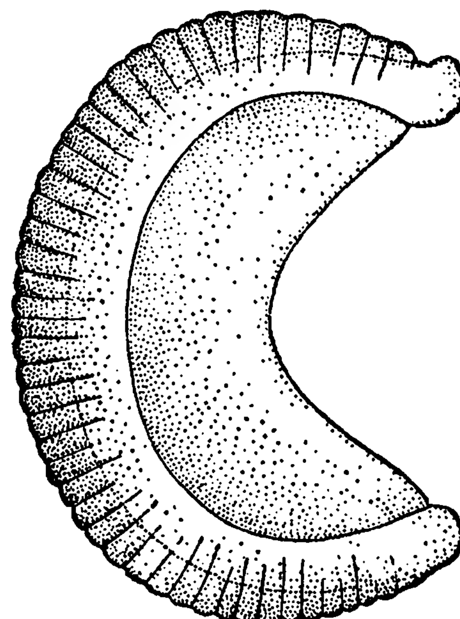
20



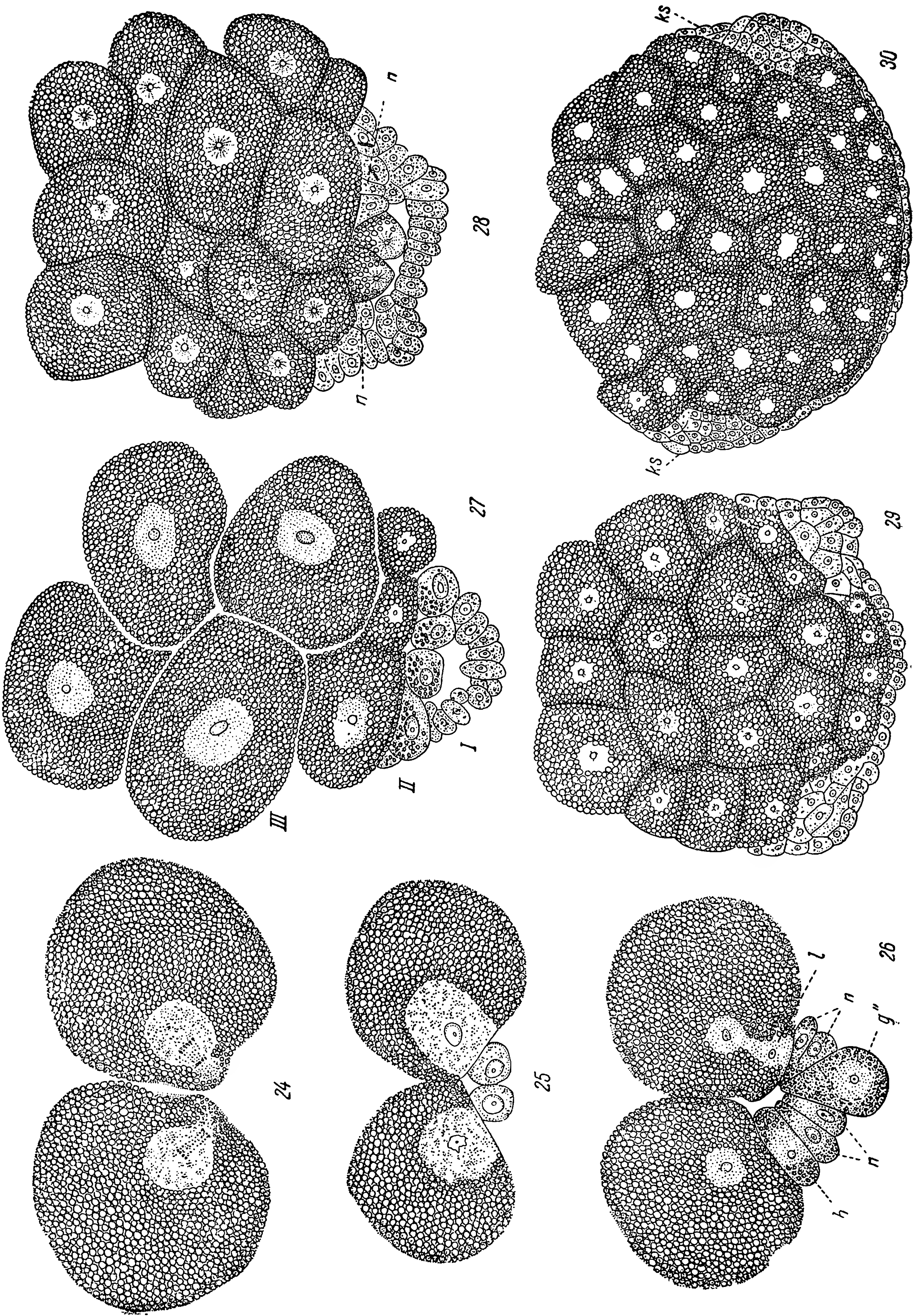
23

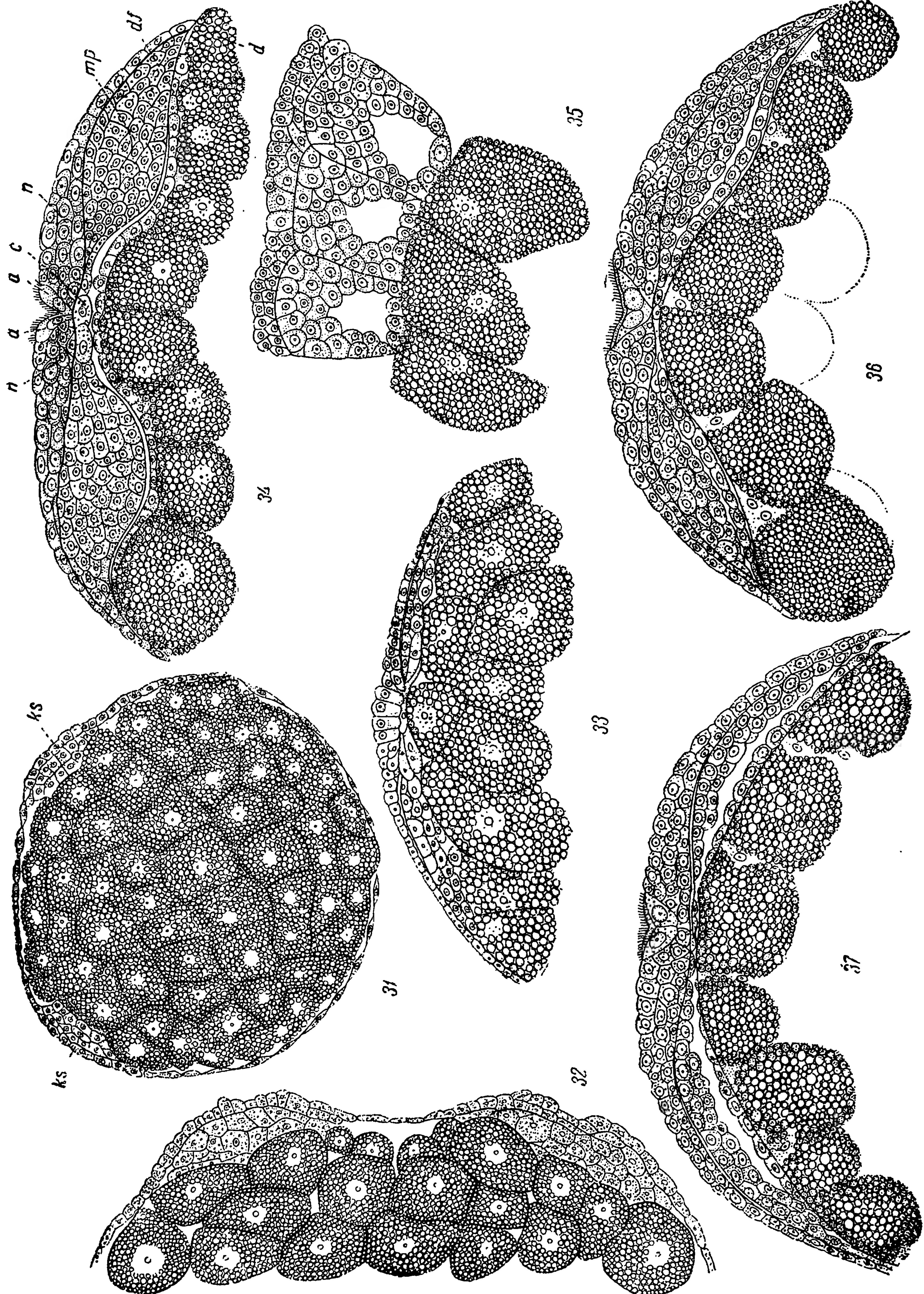


21

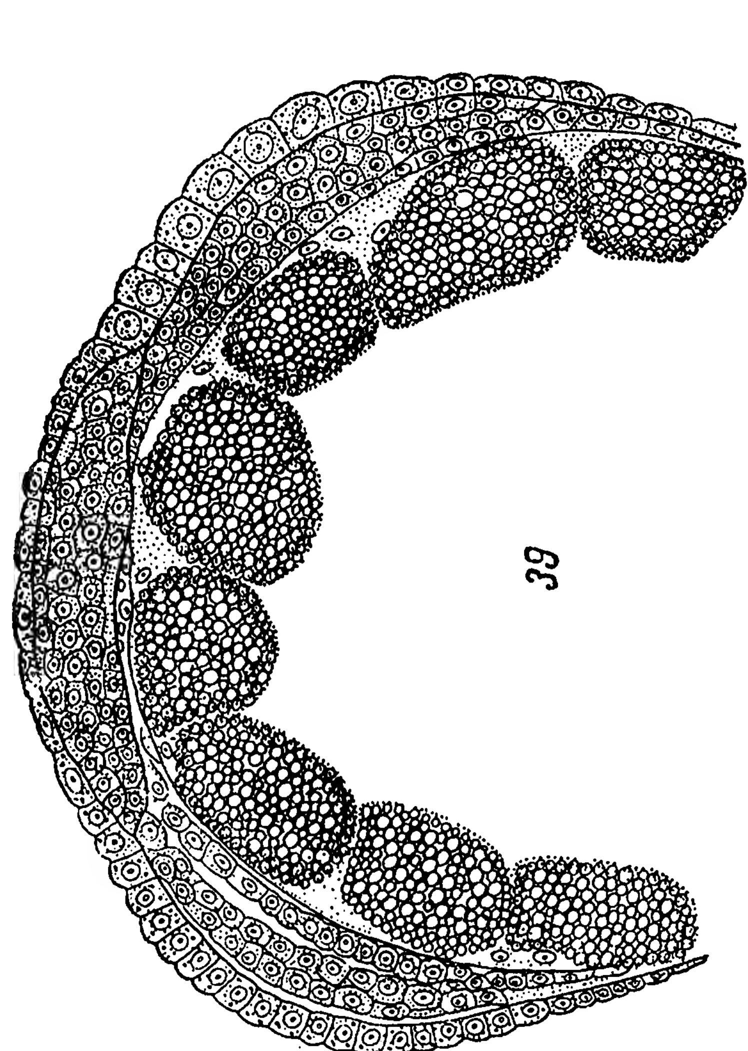


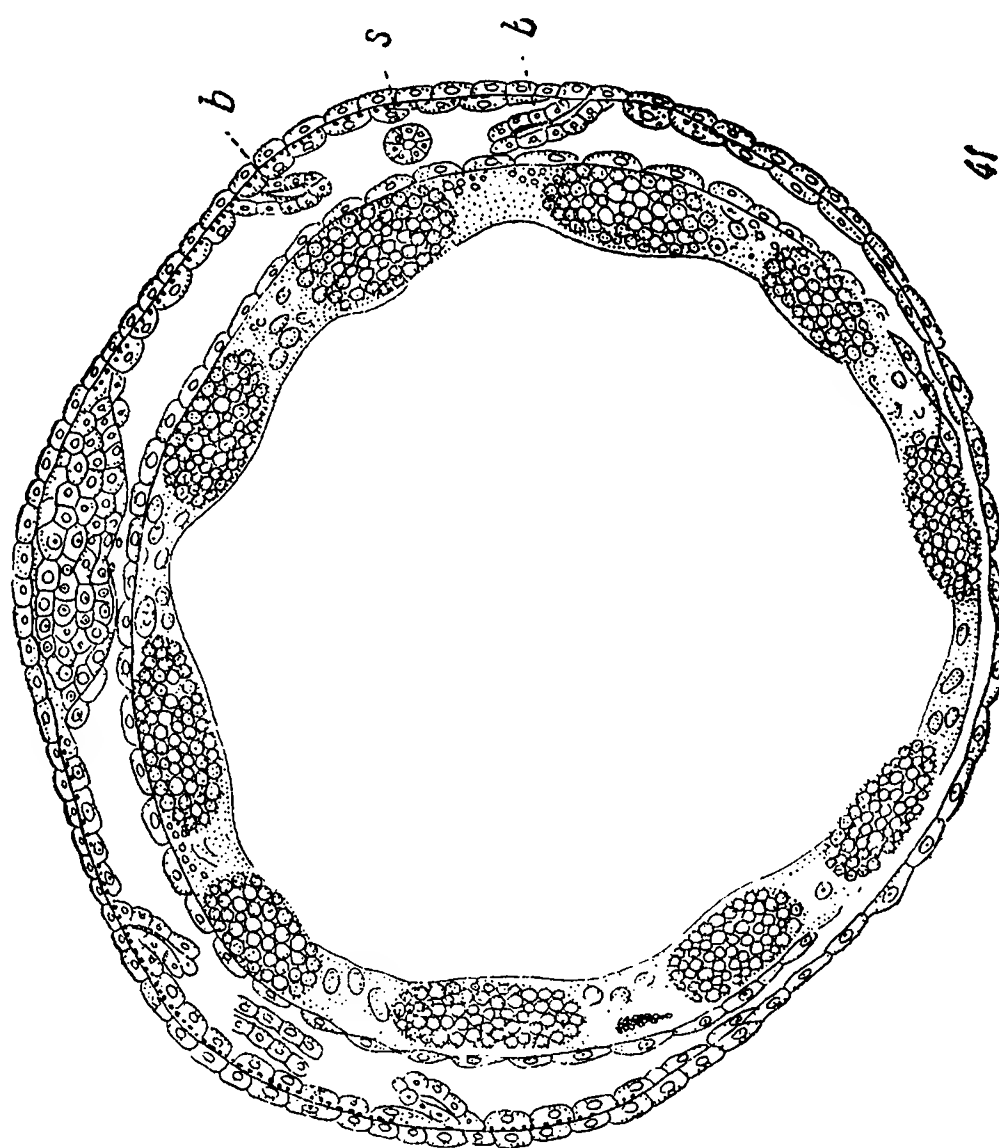
22

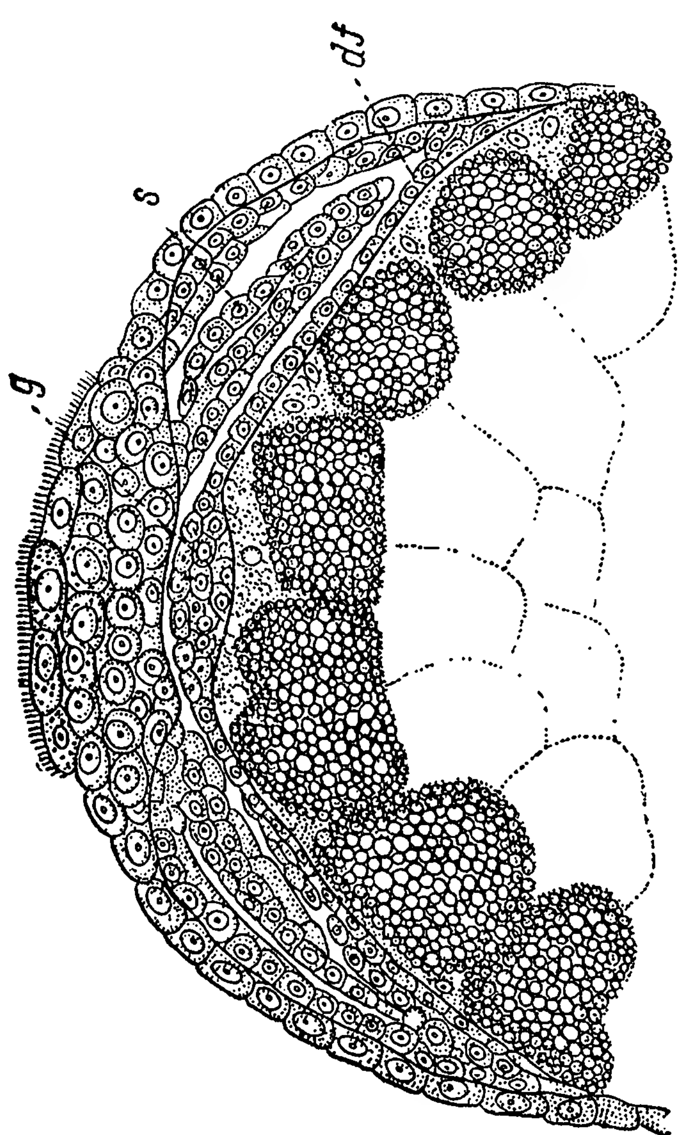

24
25
26
h
n
g"
l
27
I
II
III
28
n
29
30
ks

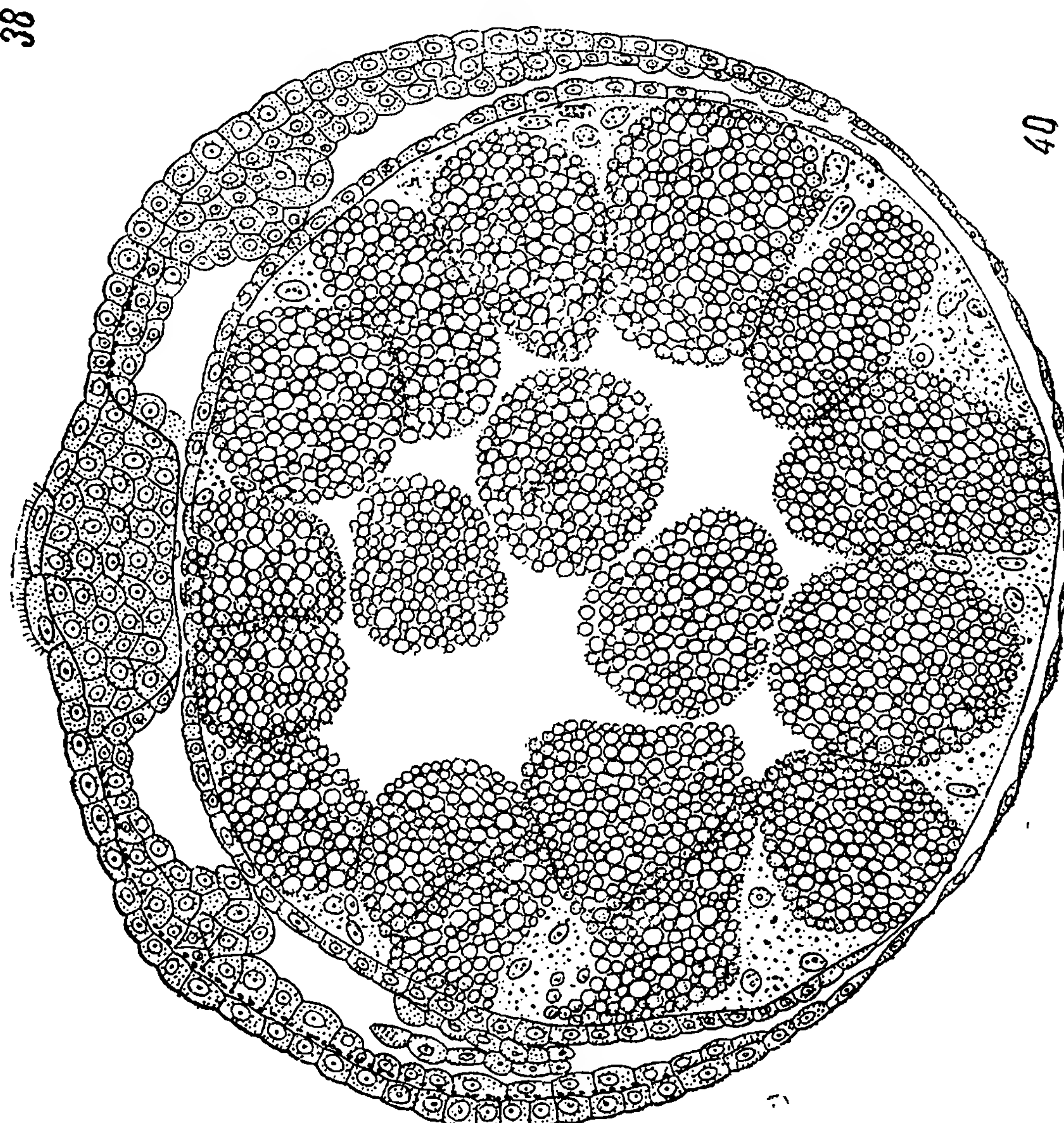


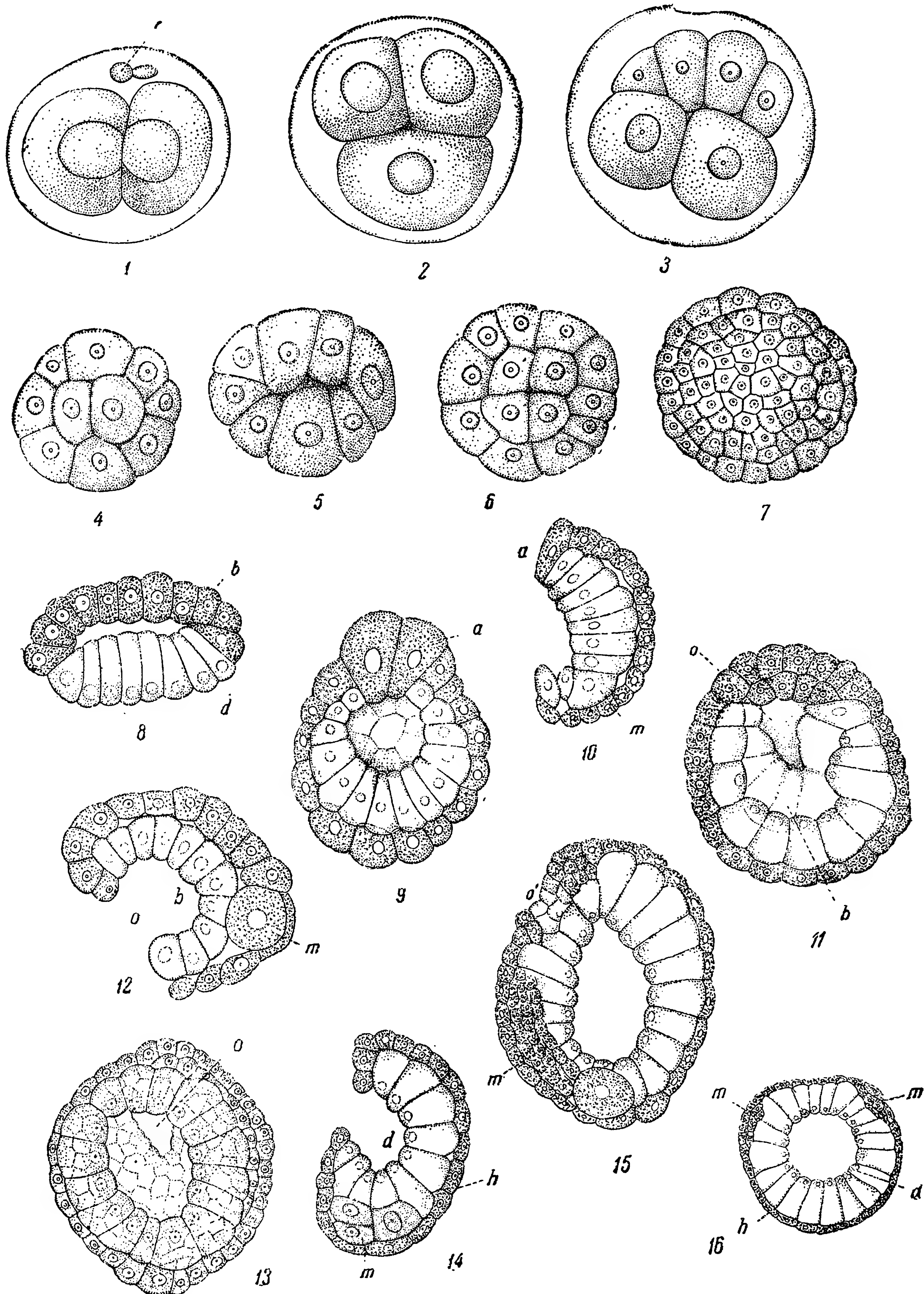
n
a
a
c
n
mp
df
d
34
35
36
33
31
ks
ks
32
37

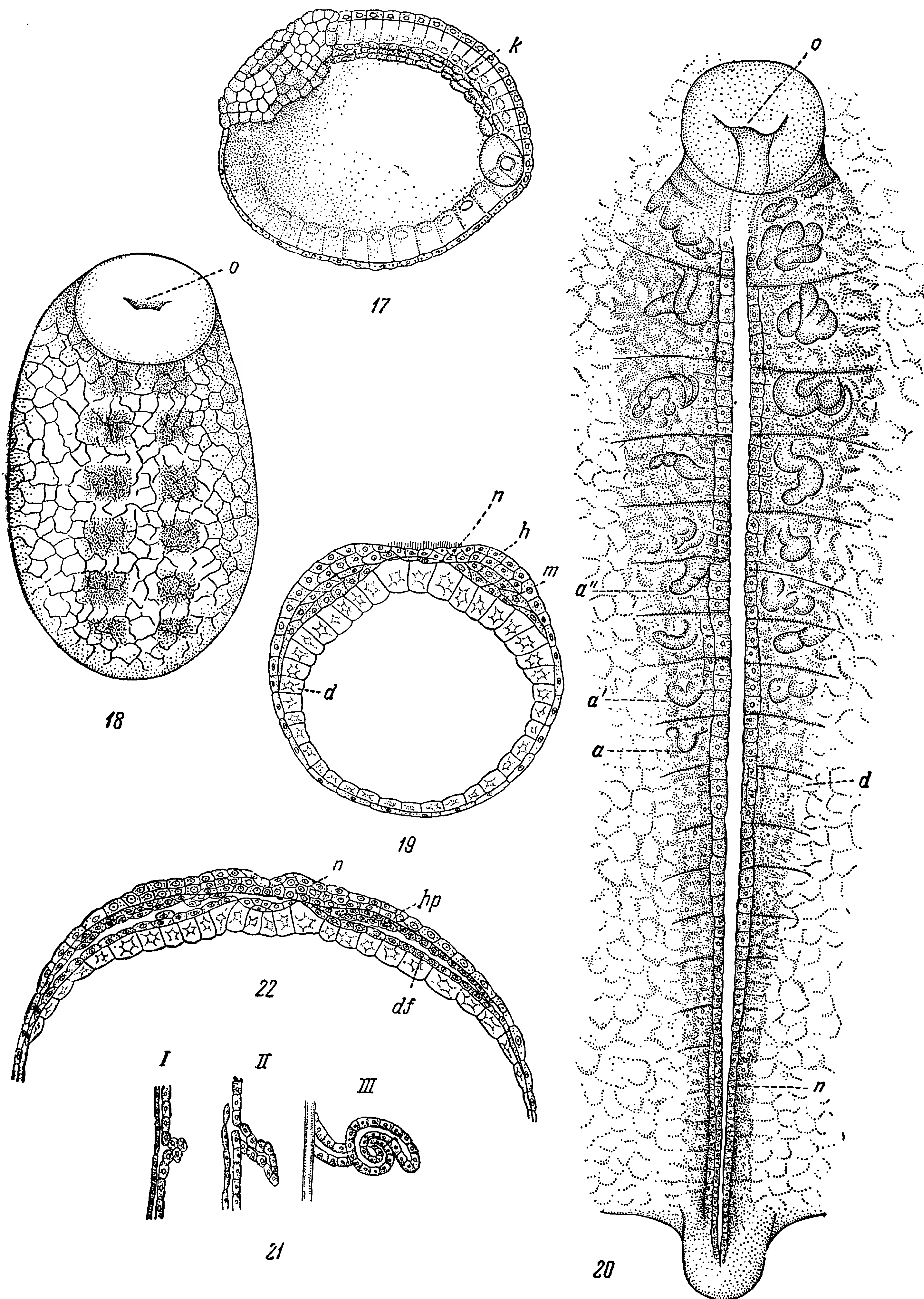

39

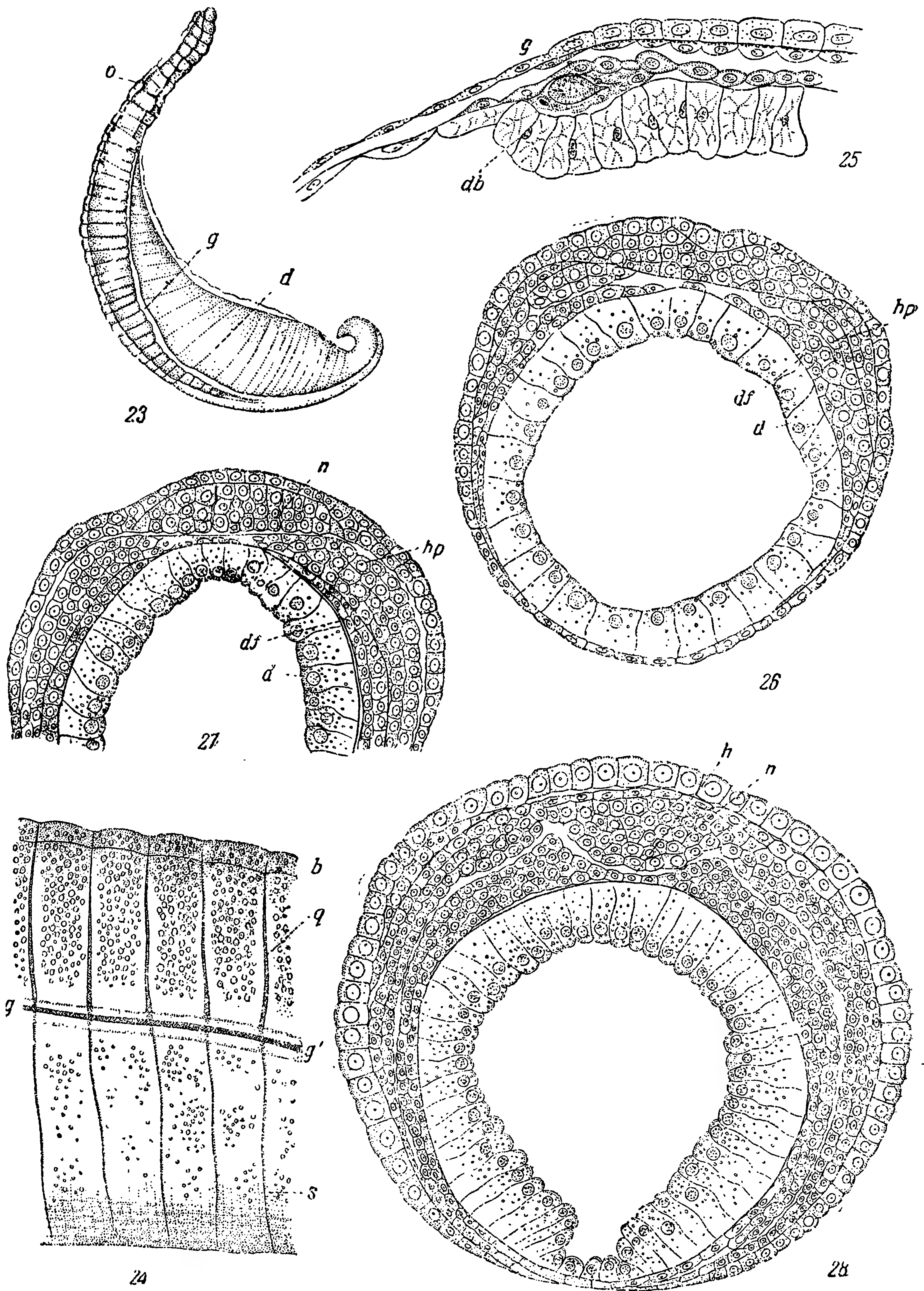

b
s
b
41

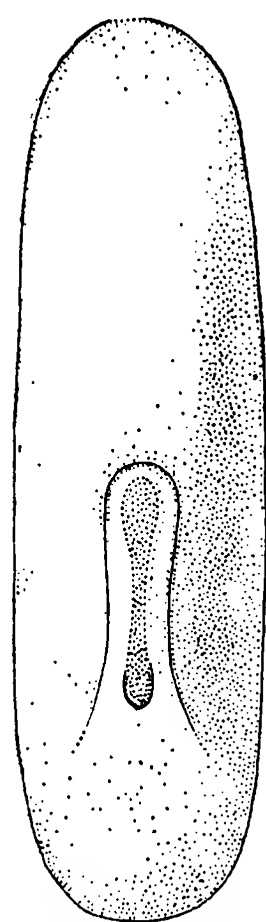

38
dt
s
g


40

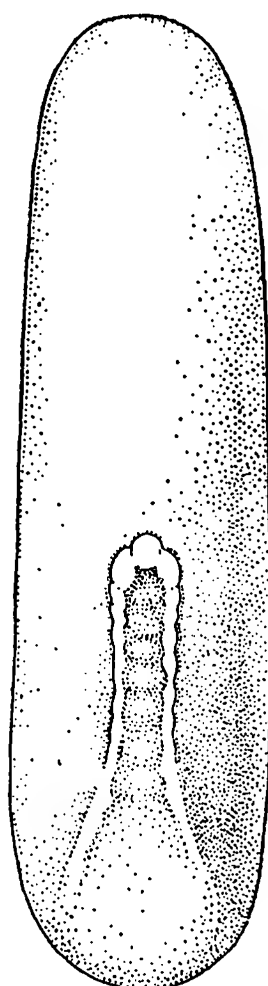

r
1
2
3
4
5
6
7
b
d
8
a
9
a
m
10
o
b
11
b
o
m
12
o'
m
15
o
13
d
h
m
14
m
m
d
h
16


k
17
o
18
n
h
m
d
19
n
hp
22
df
I
II
III
21
o
a''
a'
a
d
n
20

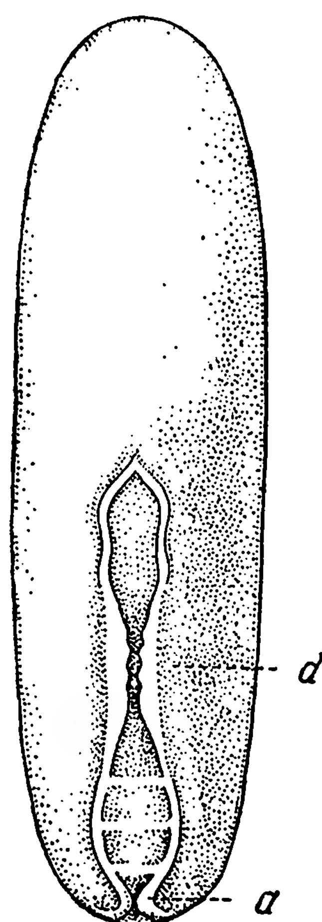

o
g
d
23
g
db
25
hp
df
d
26
n
hp
df
d
27
b
q
g
g'
s
24
h
n
28



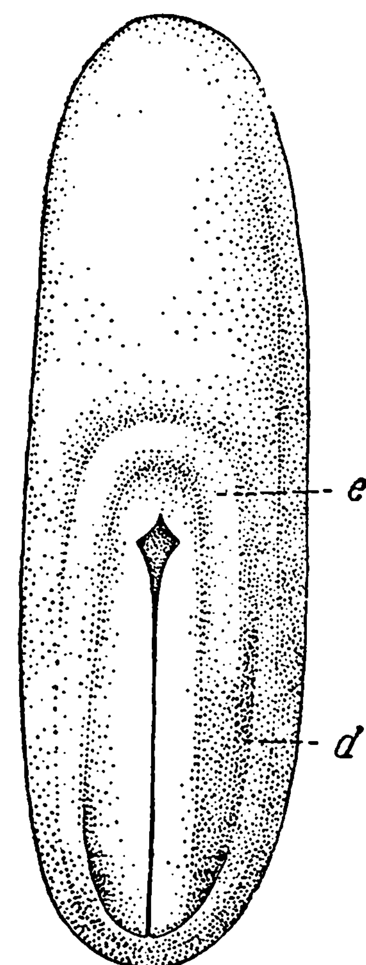
1



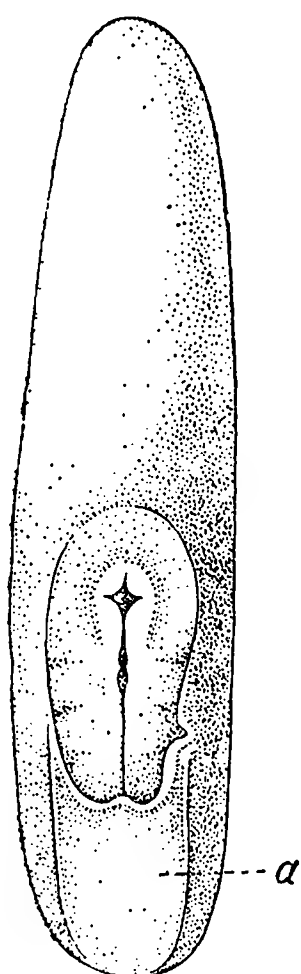
2



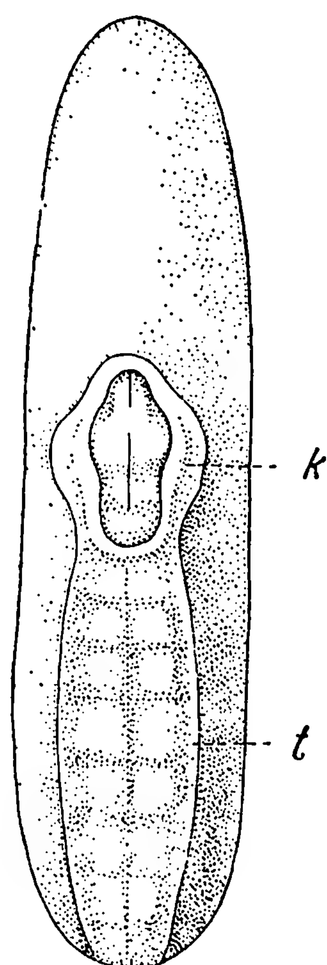
3



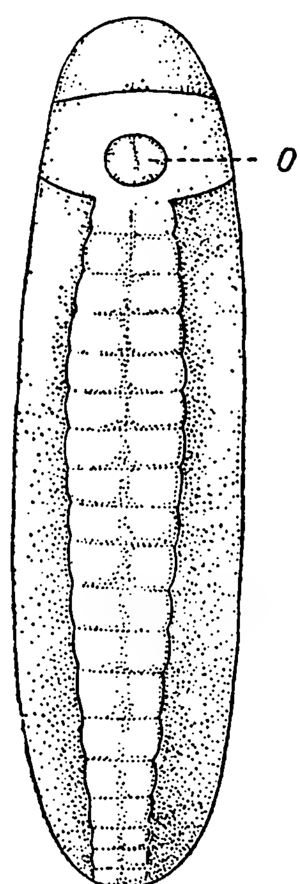
4



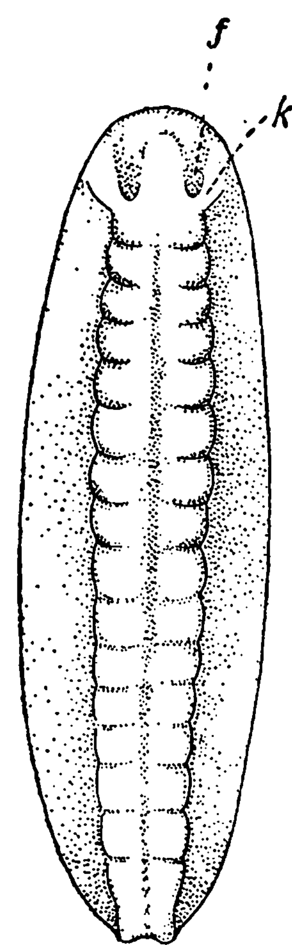
5



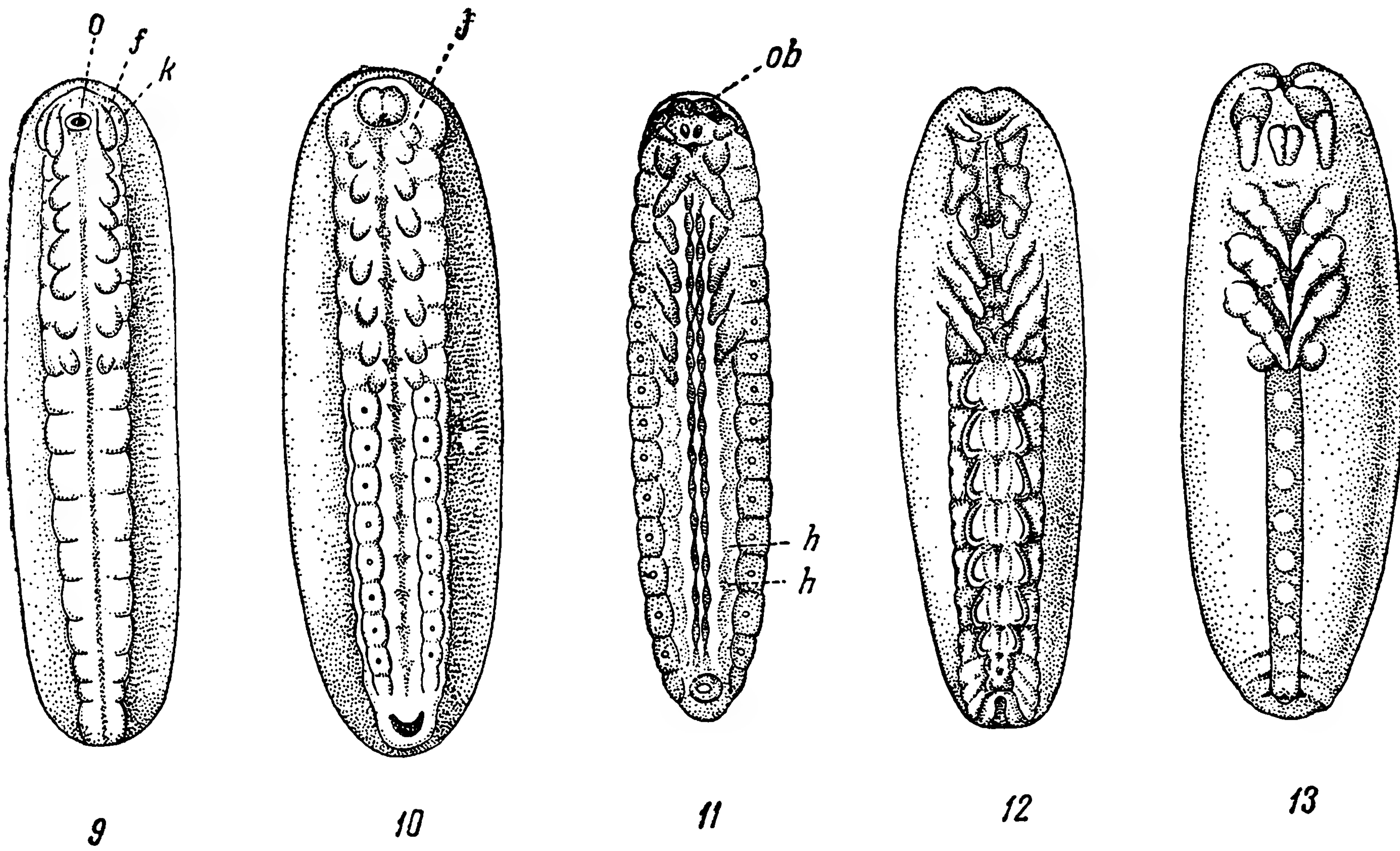
6

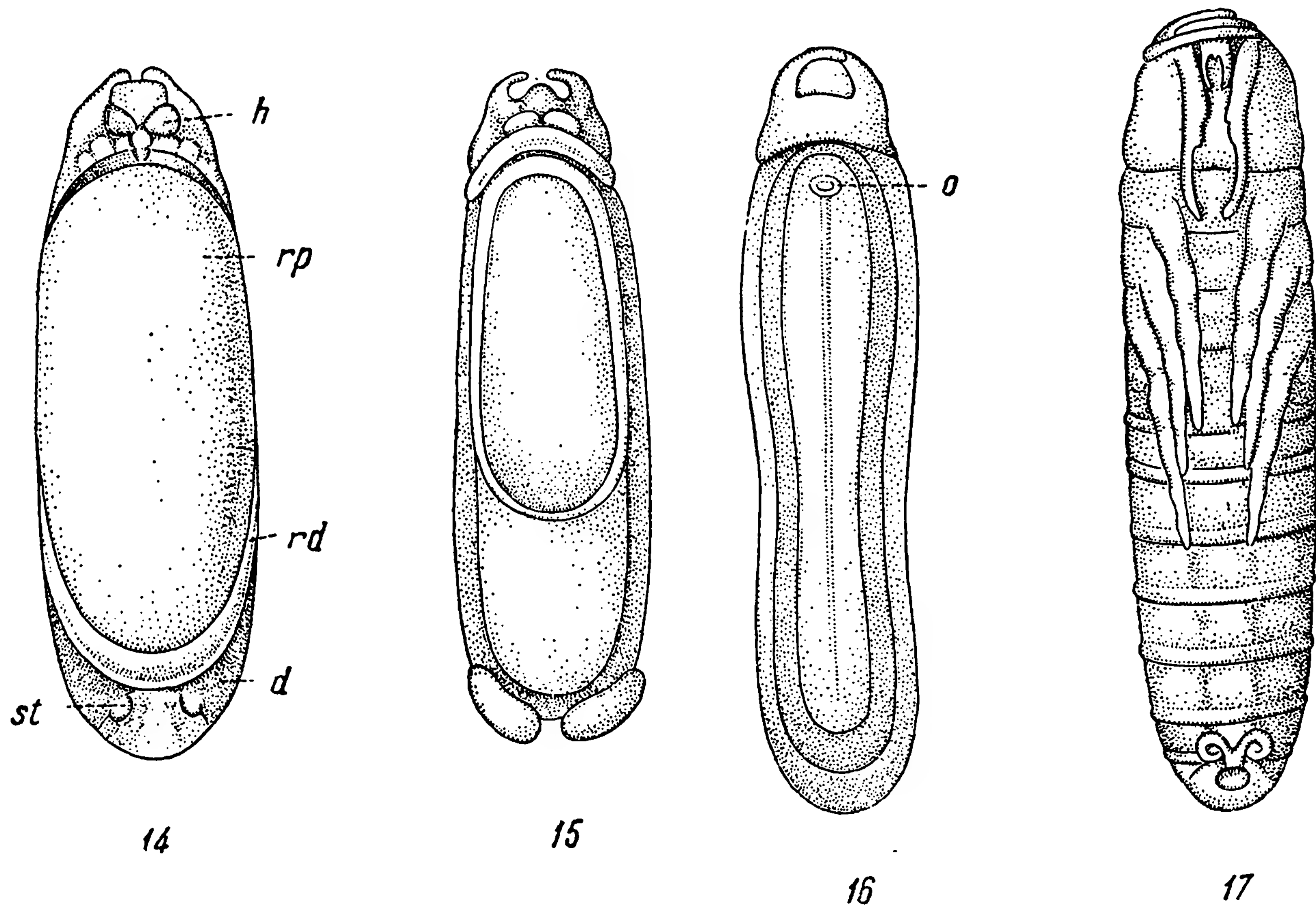


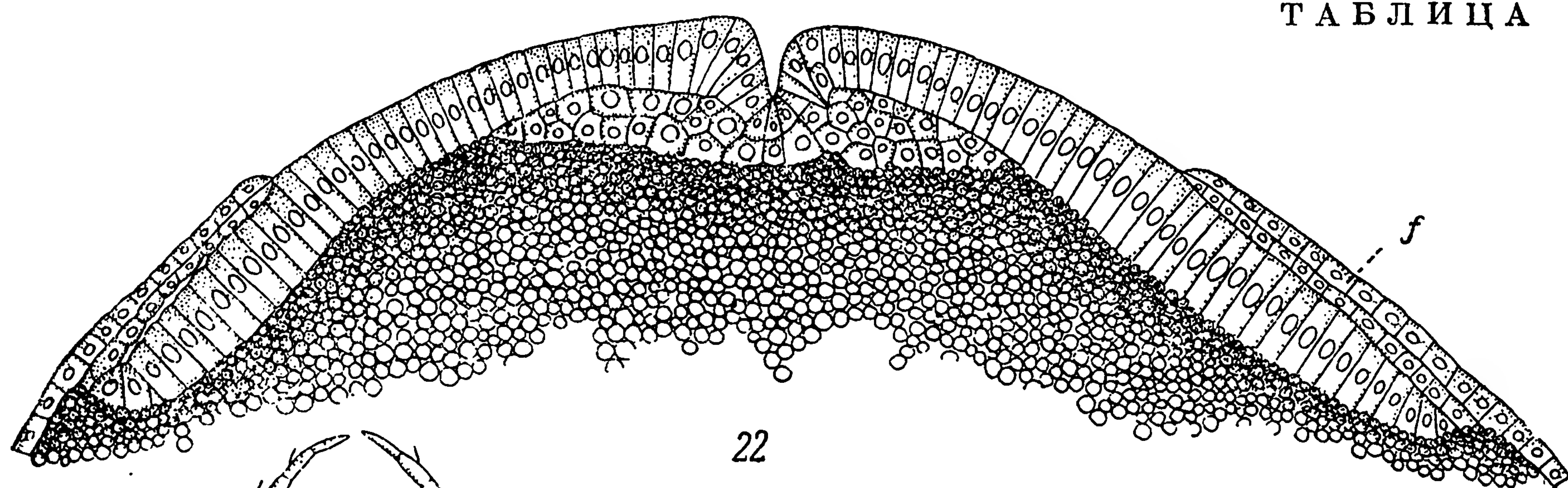
7

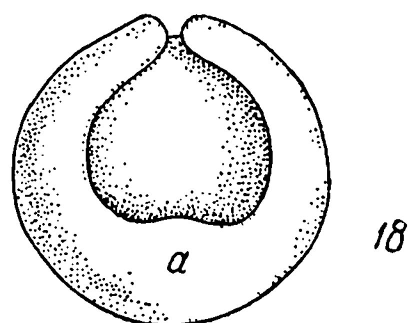


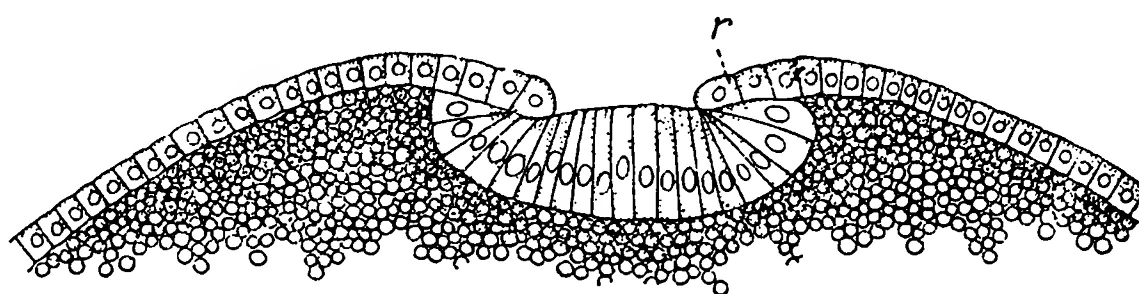
8

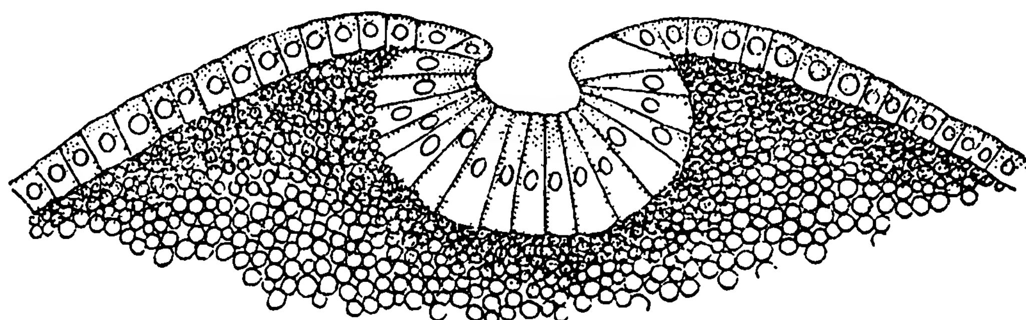

o
f
k
ob
h
h
9
10
11
12
13

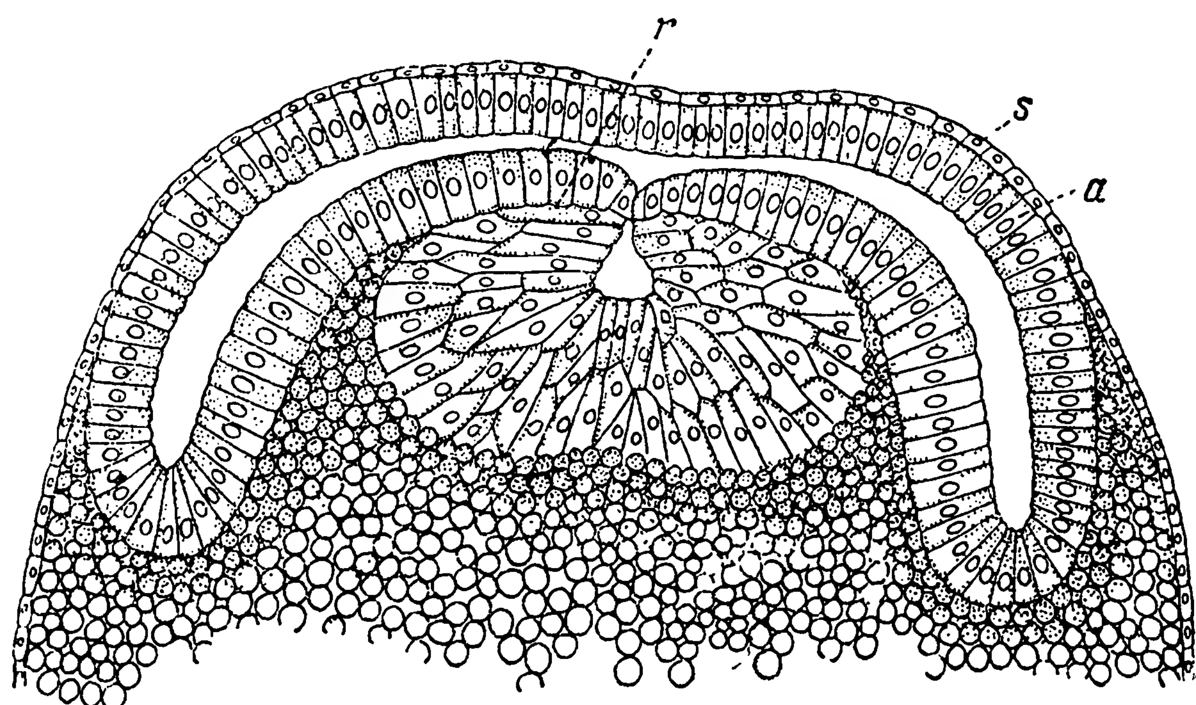

h
rp
rd
d
st
o
14
15
16
17

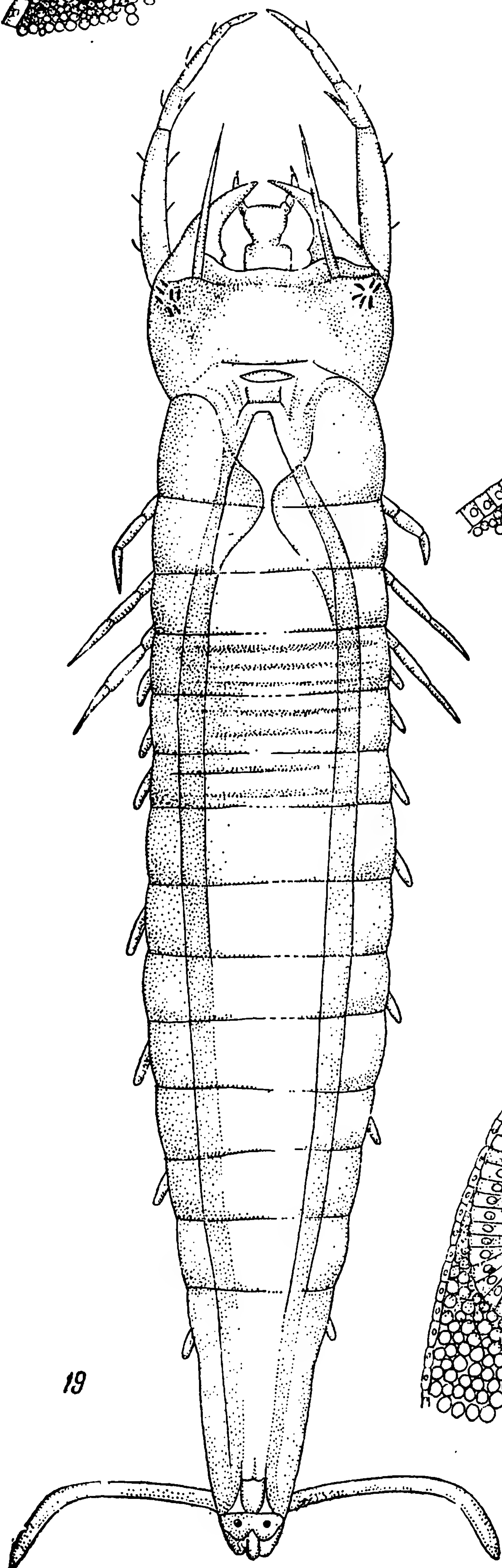

f
22

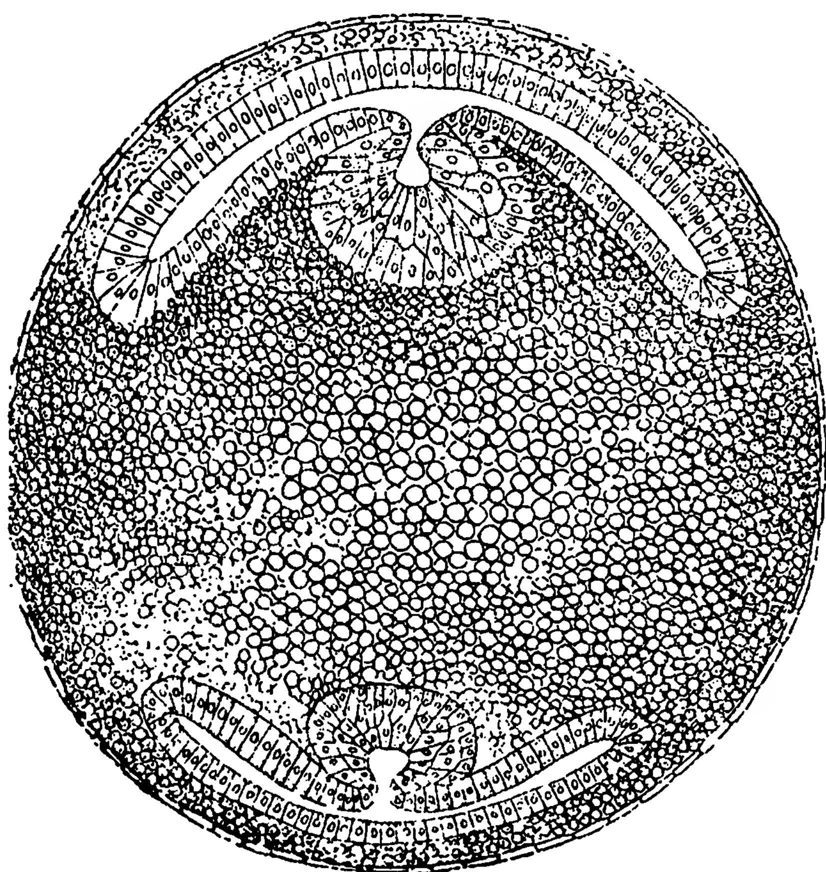

a
18


r
20

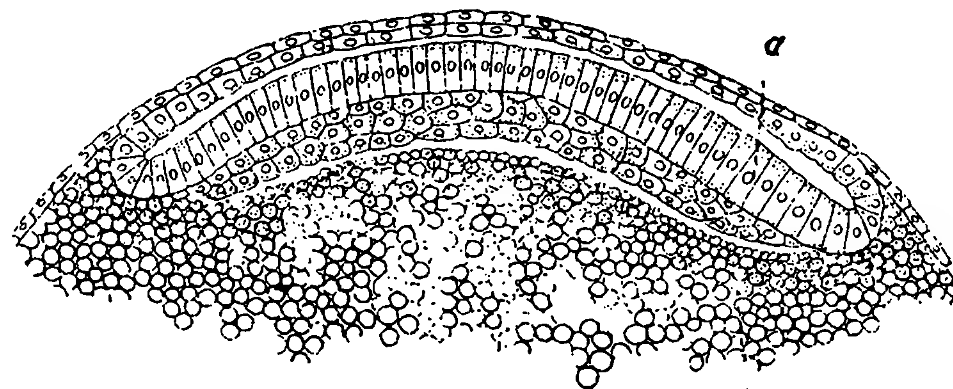

21


r
s
a
23

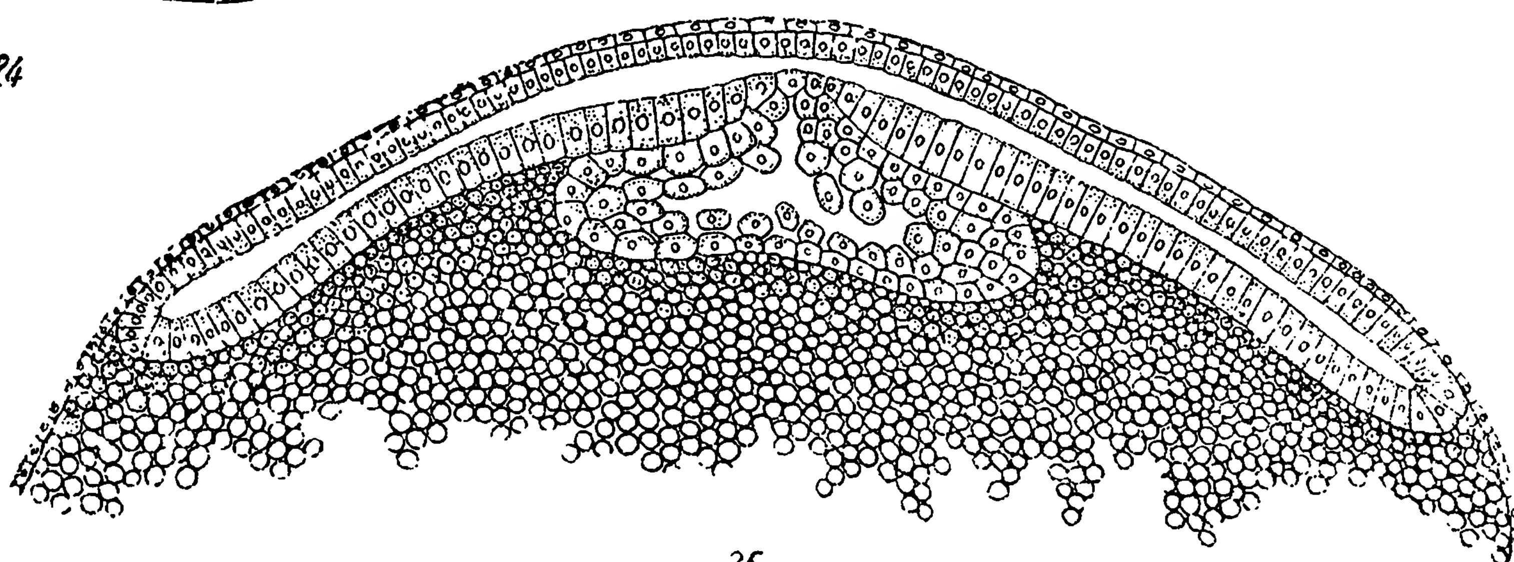

19



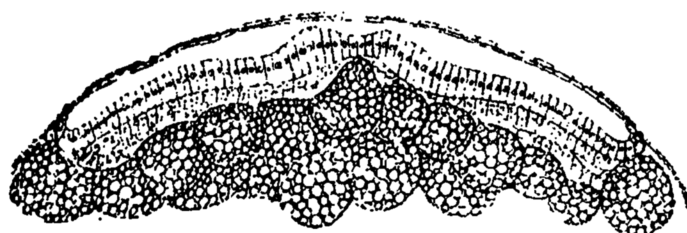
24



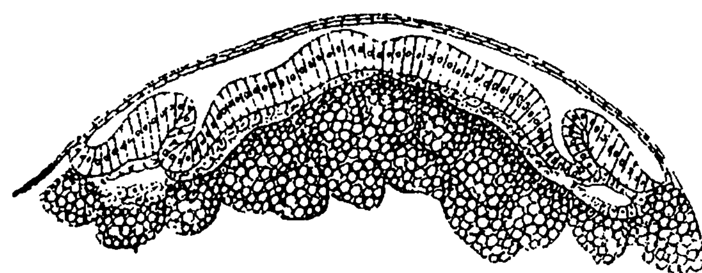
26



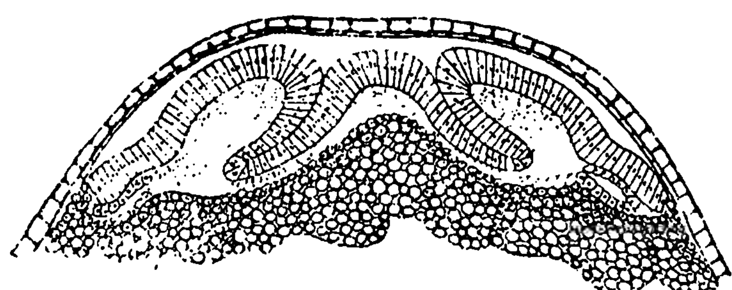
25



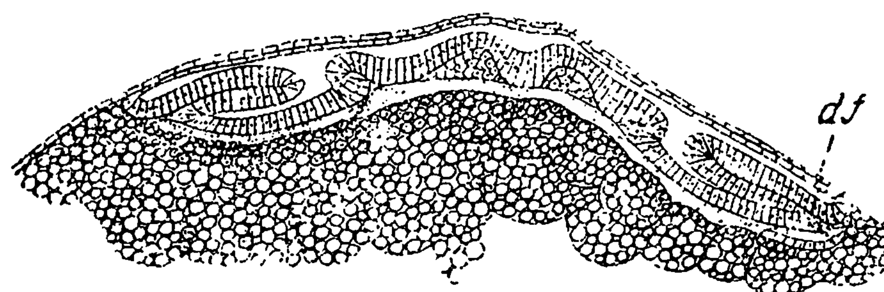
27



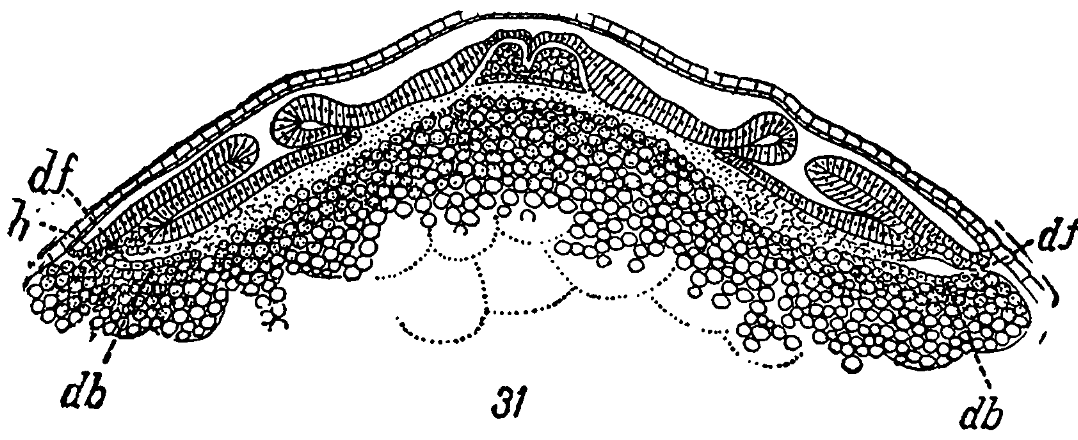
28



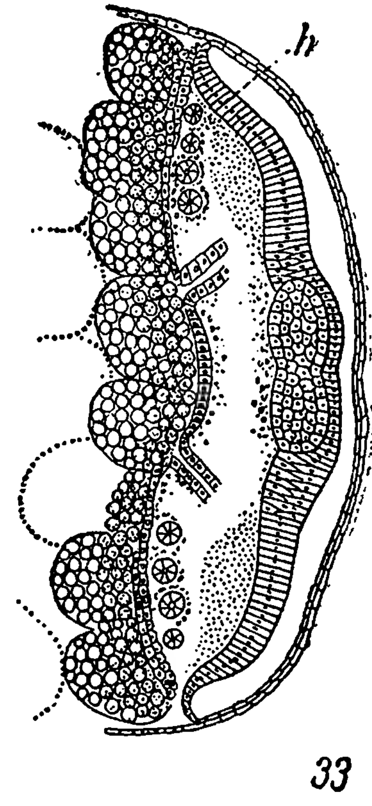
29



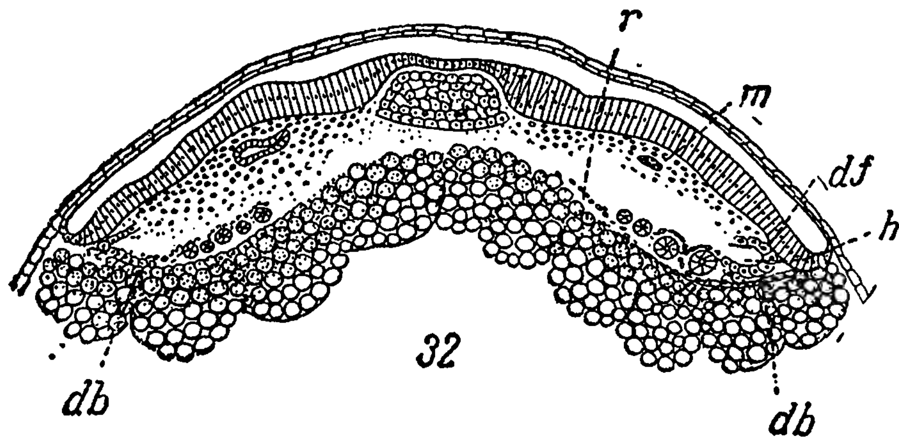
30



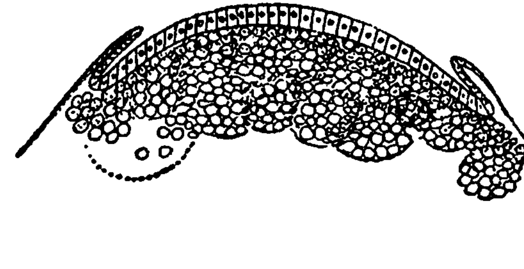
31

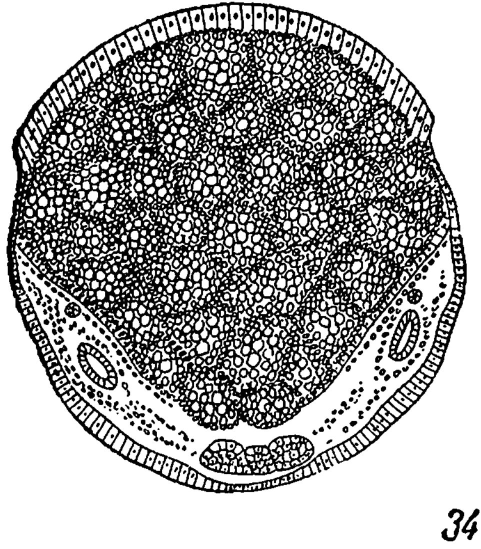


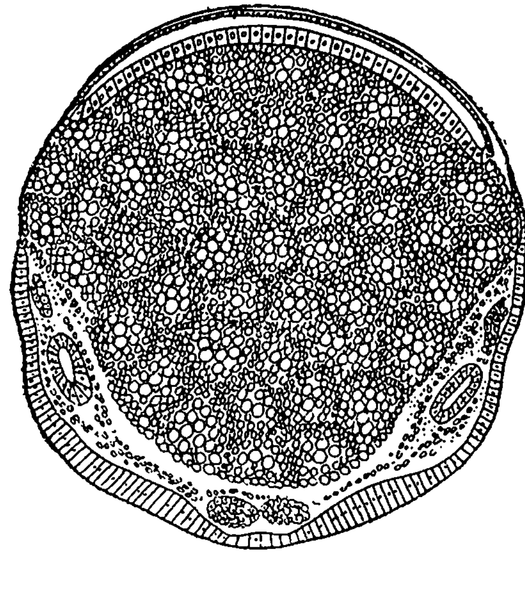
33

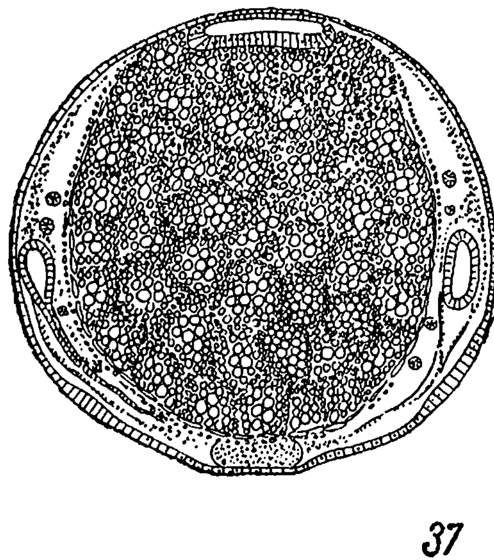


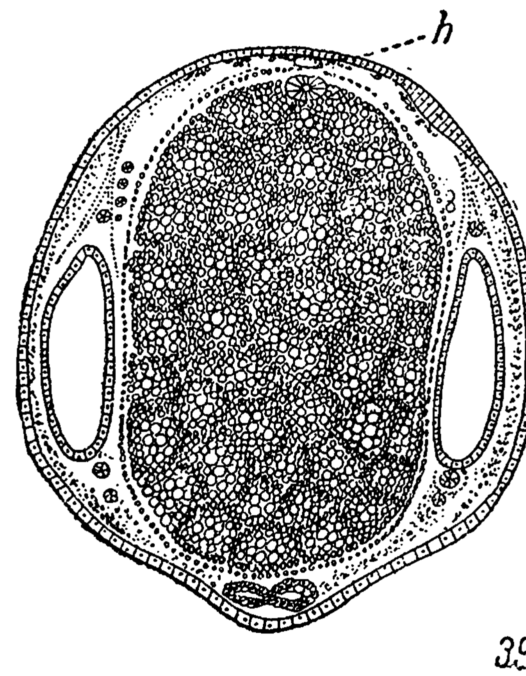
32


35

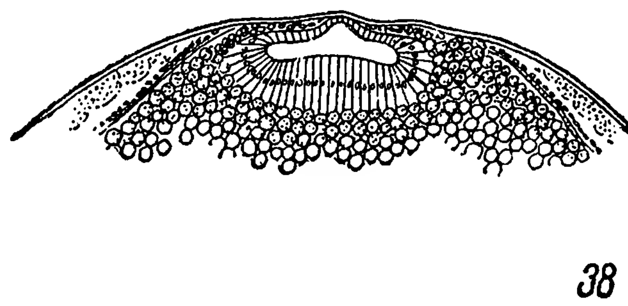

34


36


37



39


38

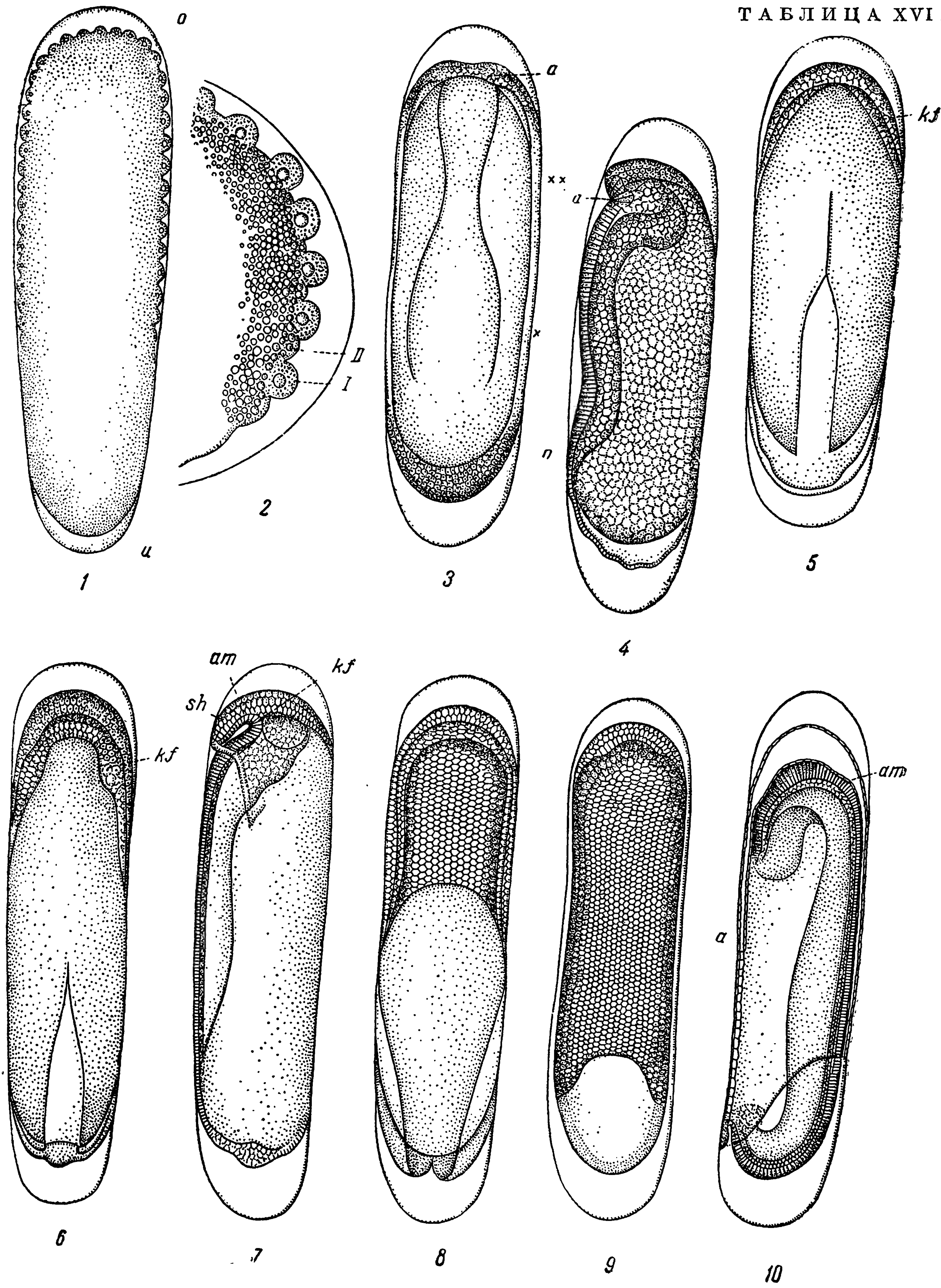
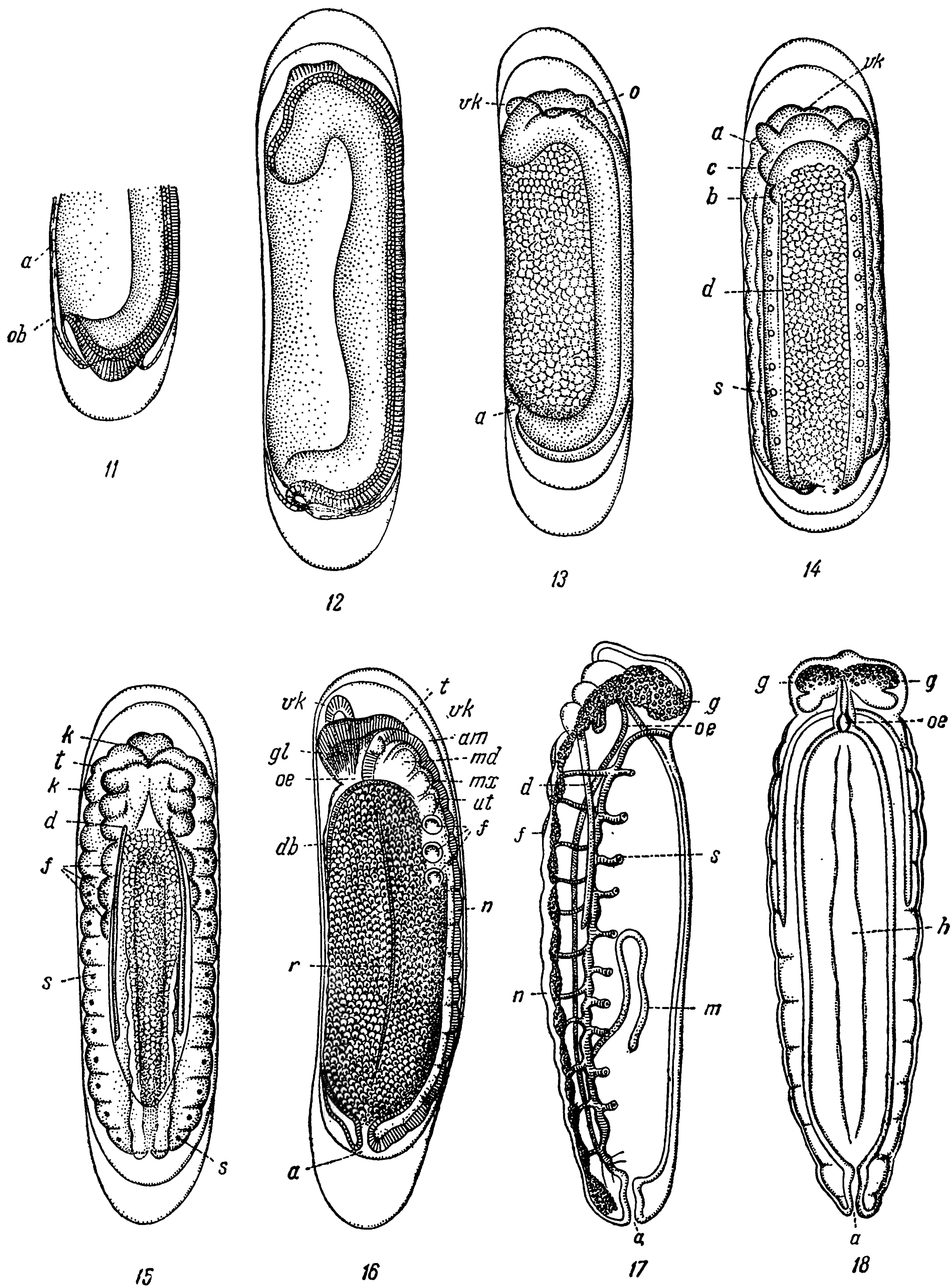
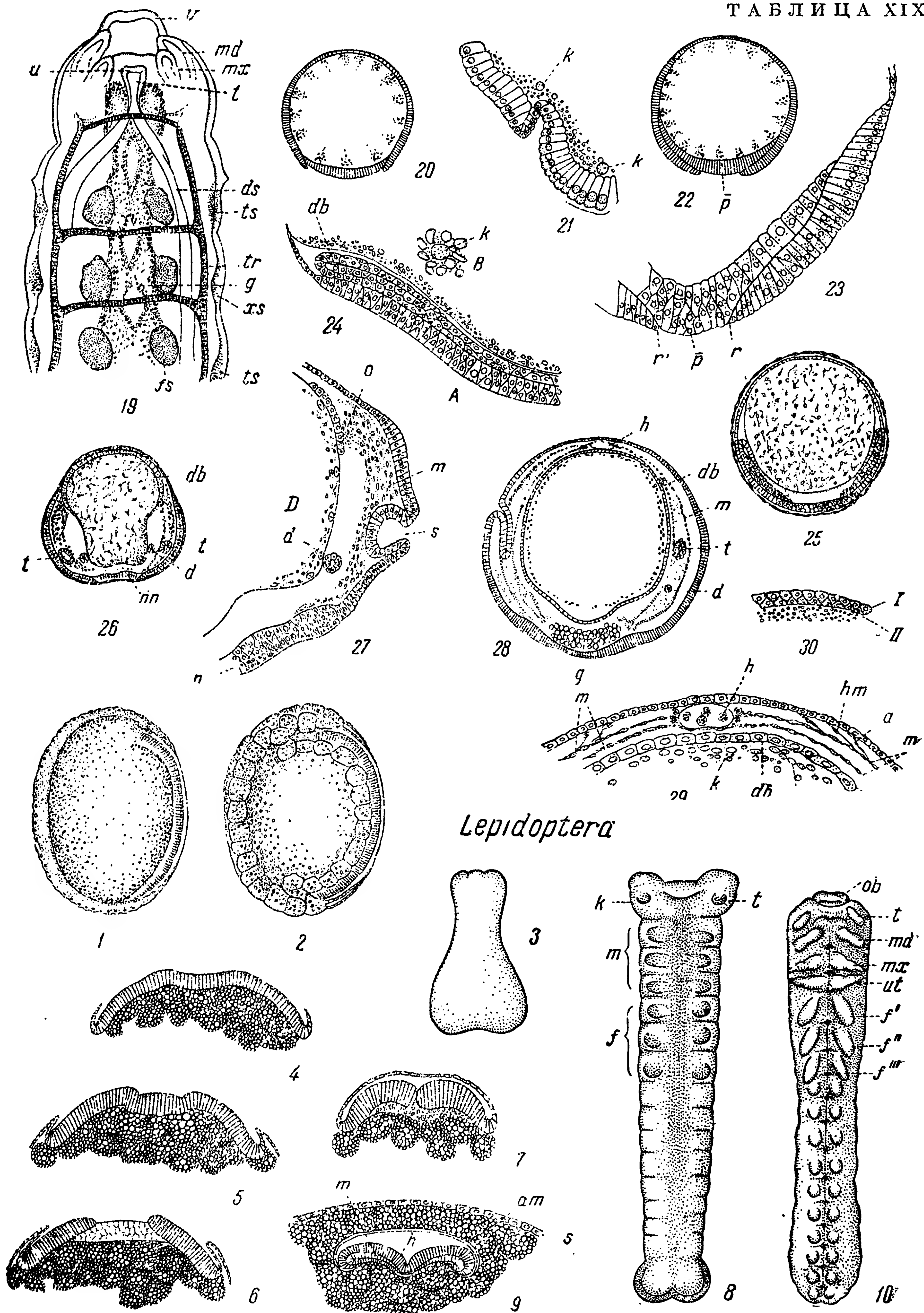

o
u
1
II
I
2
a
xx
x
n
3
a
4
kf
5
kf
6
am
kf
sh
7
8
9
am
a
10

ТАБЛИЦА XVIII




v
md
mx
u
t
ds
ts
tr
g
xs
fs
ts
19
20
k
k
21
22
p̄
db
k
B
24
A
23
r'
p̄
r
o
m
D
d
s
n
27
h
db
m
t
d
28
25
db
t
t
d
m
26
30
I
II
g
h
hm
m
a
m
29
k
db
Lepidoptera
1
2
3
4
5
6
7
m
am
h
s
9
k
t
m
f
8
ob
t
md
mx
ut
f'
f''
f'''
10

НАБЛЮДЕНИЯ НАД РАЗВИТИЕМ *BRACHIOPODA*

Наши сведения об истории развития *Brachiopoda* до того неполны, что понятен тот интерес, с которым натуралисты-зоологи относились ко всему, что сообщалось о личиночных и молодых стадиях этих замечательных животных. Первый, давший нам точные сведения о личинках *Brachiopoda*, был французский ученый Лаказ-Дютье, который в своей прекрасной монографии рода *Thecidium* * описал личинку этой оригинальной брахиоподы. Затем, только в самое последнее время, в 1872 г. появилась краткая заметка Э. С. Морза (E. S. Morse),** в которой он описывает, в весьма впрочем общих чертах, развитие *Terebratulina*. В 1861 г. Фриц Мюллер (Fr. Müller) *** описал оригинальную, свободно плавающую личинку, которую принимают за личинку *Crania* в последний период ее развития; относительно этой личинки мы еще не имеем несомненных данных, что она принадлежит к описываемому нами классу. Наконец, уже упомянутый мною американский ученый Э. Морз **** сделал интересное исследование о молодых *Terebratulina* и описал особенно подробно развитие внутреннего, поддерживающего жабры скелета.

---

* Lacaze-Duthiers. Histoire de la Thecidie. Ann. d. Sci. Natur. Zool., 4-me série, v. XV, p. 259.

** Edward S. Morse. On the oviducts and Embryology of Terebratulina. Am. Journ. Sci. a. Arts. 1872, October, p. 262.

*** Fr. Müller. Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1860. S. 72.

**** E. Morse. On the Early Stage of Terebratulina septentrionalis. Ann. a. Magaz. of Natur. History. 1871, vol. VIII, p. 414.

Этими немногими работами исчерпываются все существующие в науке данные о развитии *Brachiopoda*, и уже поэтому, не говоря об интересном и своеобразном строении животных этого класса, новые исследования ожидались с нетерпением.

Во время моих неоднократных поездок к берегам Средиземного моря я постоянно старался добыть себе необходимый для исследования развития брахиопод материал, и хотя в Неаполе нередко получал *Terebratula vitrea*, но всегда в полу- или совершенно мертвом состоянии, так что о развитии нечего было и думать. Чтобы, наконец, получить живых брахиопод в достаточном количестве, я решился поехать в Бон, в Алжире, где, по указаниям Лаказ-Дютье, *Thecidium* очень обыкновенны. Я так и сделал, и нынче весною, в апреле, приехал в Бон, где, однако, почти ничего не мог сделать как вследствие ужасной погоды, которая стояла в это время и препятствовала всяким экскурсиям, так и вследствие крайне недружелюбного отношения кораллеров. Потеряв почти целый месяц, я решил переехать в соседний городок Ла-Калль, где производится главный лов коралла. Здесь благодаря участию кораллеров гг. Нарди Манджиа-Панелли и Дж. Мацца мне удалось попасть на их коралины, и с этого времени я начал получать достаточный материал для своих работ, за что и выражаю глубокую признательность вышеупомянутым лицам. Впоследствии я сошелся с некоторыми хозяевами маленьких коралин и ездил с ними.

Императорское Общество любителей естествознания, антропологии и этнографии дало мне денежное пособие для достижения предпринимаемой мною задачи, и я считаю для себя приятной обязанностью высказать здесь многоуважаемому Обществу мою глубокую признательность. По мере сил я старался лучше исполнить дело, но масса трудностей, которые мне пришлось преодолеть, не дала мне возможности довести исследование о развитии брахиопод до желаемой полноты.

Что касается порядка описания полученных результатов, то я предварительно опишу то, что мне удалось сделать по раз-

витию отдельных родов, а в конце приложу общий обзор добытых результатов и те выводы, какие из них вытекают, о систематическом положении рассматриваемого класса.

Киев. 5 декабря 1873.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ *ARGIOPE NEAPOLITANA* SCACC.

Все эмбриональное развитие *Argiope neapolitana* происходит в теле матери, в особых зародышевых мешках (табл. IV, рис. 27, *es*), у основания которых открываются яйцеводы *ovd*. В этих мешках встречаются зародыши на всех стадиях развития, начиная от первых стадий и до вполне зрелой личинки. Стенки зародышевых мешков выстланы клетками, наполненными жировыми, белковыми капельками, и в особые углубления этих железистых стенок внедряются зародыши *Argiope*. При углублении переднего конца личинки в стенку мешка, последняя несколько разрастается, и таким образом происходит род довольно глубокой ниши, которая окружает переднюю часть тела зародыша и молодой личинки.

Лаказ-Дютье* описал подобный же зародышевый мешок (poche d'incubation) у *Thecidium*, где он представляет простую складку внутренней поверхности брюшной лопасти мантии. У *Thecidium* в этот мешок вдаются концы двух отогнутых кзади жабр, и к этим концам, окруженным особыми железистыми валиками, прикрепляется икра и личинки *Thecidium*. Железистые выступы на жабрах *Thecidium*, к которым прикрепляются зародыши, имеют такое же гистологическое строение, как и стенки зародышевых мешков *Argiope*.

Икра, достигнув полной зрелости, отрывается от гроздевидных яичников и падает в полость тела, а затем через воронкообразное расширение яйцевода (рис. 27) попадает в яйцевод, проходит по нему и вступает в зародышевый мешок, где после самых первых стадий прикрепляется к стенкам. Оплодотворение

* Ann. d. Sci. Natur. Zool., 4-me série, v. XV, p. 311.

может происходить или во время прохода яйца по яйцеводу, или в самом зародышевом мешке, или, быть может, и в полости тела. Особых семенных приемников, точно так же как и семенных тел, я в организме самки не находил.*

Свободно плавающие в полости тела икринки мне попадались очень редко, что объясняется тем обстоятельством, что отпавшая от яичника икра немедленно переходит в яйцеводы, так как в зародышевом мешке находятся всевозможные стадии развития. В этом отношении *Argiope* отличается от *Thecidium*, у которой все зародыши, развивающиеся в зародышевом мешке, находятся всегда на одной и той же стадии развития. Яйца *Argiope* окрашены в довольно яркий кирпично-красный цвет, снабжены ядром и имеют тонкую, нежную желточную оболочку. Ядро видно только при сильном придавливании яйца покровной пластинкой, иначе же оно представляется под микроскопом совершенно темным, непрозрачным шариком. Так как зародыши на первых стадиях совершенно непрозрачны и даже придавливание весьма мало помогает, то мне пришлось обращаться к просветляющим средствам. Для этого я клал зародышей различных стадий в слабый раствор хромовой кислоты или хромовокислого калия и затем, обработав алкоголем, просветлял креозотом. Вследствие особых условий развития и совершенной непрозрачности яйца мне не удавалось следить за развитием на одном зародыше, а приходилось подбирать стадии, а это повело к тому, что некоторых стадий не удалось наблюдать вовсе.

Развитие *Argiope* мы подразделим на два периода, причем в первый войдет описание развития и организации личинки, а во второй — превращение личинки в брахиоподу. Весь первый период развития происходит в зародышевом мешке.

---

* Morse описывает особенные приемники семени у конца яйцеводов *Terebratulina*, но это положительно неверно, и, как у *Terebratulina*, так точно и у *Argiope* никаких приемников семени не существует (Am. Journ of Sci. a. Arts, v. IV, 1872, p. 262).

Первый период

При описании первого периода развития мы будем рассматривать все стадии, начиная от первого образования зародыша до того момента, когда личинка начинает превращаться в сидящую брахиоподу.

Мне не удалось наблюдать первых стадий сегментации, и самое молодое яйцо, какое мне попадалось, нередко имело форму круглого пузыря (рис. 1), стенки которого состояли из одного ряда цилиндрических клеток, окружавших небольшую сегментационную полость. Эта стадия развития будет нам служить исходным пунктом для описания дальнейшего развития *Argiope*. Получив яйцо на этой стадии, я не особенно искал ранних стадий, так как было очевидно, что раньше происходила только простая сегментация.

За непосредственно следующую стадию я считаю ту, которая представлена на рис. 2 и 3; на рис. 2 мы видим значительное углубление одной стороны бластодермы, углубление не совершенно круглое, а сильнее выраженное на верхнем конце зародыша; из этой предполагаемой верхней части приведен рисунок оптического поперечного разреза; на последнем (рис. 3) очень ясно видно, что одна стенка бластодермы углубляется в другую, и что обе состоят из одного ряда клеток. Из дальнейших стадий мне попалось яйцо, когда углубление уже окончилось, но еще осталось довольно широкое отверстие от углубления (*a*). Эту стадию я представил на рис. 4 сбоку, а на рис. 5 — сверху. Отверстие от углубления, которое на этой стадии очень ясно, вскоре начинает пропадать и края его сближаются между собою. На этой стадии зародыш состоит, следовательно, из двух клеточных слоев, окружающих небольшую центральную полость; эти оба слоя, состоящие каждый из одного ряда клеток, мы можем рассматривать за первые зародышевые листы, а именно за в е р х н и й и н и ж н и й листы. Непосредственно следующие изменения в строении зародыша происходят за счет нижнего листа и окружаемой им полости. Эти

изменения весьма важны и дают начало образованию среднего листа, или вернее, его обеих пластинок и кишечного зачатка.

Непосредственно следующей стадии мне наблюдать не удалось, но мне все же попалась не очень удаленная, представленная на рис. 6. Зародыш представлен в положении, сходном с тем, в котором нарисована и предыдущая стадия (рис. 5). Снаружи не заметно почти никаких отличий, кроме того, что отверстие *a* еще уменьшилось и имеет вид продолговатой узкой щели, вокруг которой несколько выступает кружок из клеток. При рассматривании же внутренних частей зародыша мы находим, что здесь произошли значительные изменения. Вместо однообразной круглой полости, окруженной простою одноклеточною стенкою, мы встречаем три полости, окруженные самостоятельными стенками и сообщающиеся между собою при посредстве узкого прохода. Отверстие *a* ведет в среднюю полость *dh*, которая при посредстве узких проходов *a'* и *a'* сообщается с двумя боковыми полостями *lh*. Рассматривая этого же зародыша сверху, в оптическом разрезе (рис. 7), мы находим, что отверстие *a* ведет в довольно длинный узкий канал, стенки которого, не достигнув еще полости *dh*, образуют два маленьких выступа направо и налево. В этих выступах клетки кажутся несколько более обособленными и выдающимися, нежели в других местах (рис. 7, *n*). Упомянутый выше узкий канал идет от отверстия *a* до полости *dh*, по бокам которой видны верхние концы обеих боковых полостей *lh*. Происхождение этих отношений я объясняю себе тем, что стенки внутреннего листа, окружавшие общую центральную полость двумя перетяжками, распадаются на три лопасти — две боковые и одну серединную.[63] Хотя мне и не удалось отыскать переходных стадий, но это объяснение вряд ли ошибочно, так как на рис. 7 очень ясно видно, что боковые лопасти просто отшнуровываются от первоначального однообразного внутреннего мешка. Да и подобное распадение внутреннего или первичного нижнего листа было уже мною подробно описано

для сагитты* и нечто подобное встречается у иглокожих по наблюдениям Агассица ** и Мечникова.***

Следующую стадию, представленную на рис. 8, мне посчастливилось исследовать точнее, так как мне удалось рассмотреть ее не только на просветленных препаратах, но и приготовить несколько поперечных разрезов.

Рассматривая с поверхности эту стадию, мы замечаем, что зародыш распался на две половины — верхнюю и нижнюю, или головной и хвостовой концы. Головной конец тем обособился от остальной части зародыша, что он начал разрастаться в поперечном направлении, стал поэтому далеко шире, тогда как остальная часть несколько удлинилась и стала несколько у́же; между обеими частями образовалась перетяжка, делящая зародыш на две отграниченные друг от друга части. Рассматривая внутреннее строение этого зародыша, мы находим в нем три продолговатых, но вполне отделенных друг от друга мешка — один средний *dh* и два боковых *lh*. Средний мешок имеет самую обширную полость; он закруглен на переднем конце и заострен на заднем; стенки его дальше всего отстоят друг от друга в средней части, а в задней совершенно соприкасаются. Боковые мешки, напротив того, заострены в передней части и значительно расширены в задней. Как уже я сказал выше, мне удалось сделать через зародыш этой стадии до десятка поперечных разрезов, из которых я приведу два, один из заднего, другой из переднего конца тела.

На рис. 9 представлен поперечный разрез заднего конца зародыша, только что описанного нами. На этом разрезе мы видим с полнейшею ясностью серединную перегородку, состоящую из двух близко прилегающих клеточных пластинок,

* Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. 1871, S. 8, Fig. 1.

** Al. Agassiz. Embryology of the Starfish h. Contribution to the Natural History of the United States, v. V.

*** E. Metschnikoff. Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. 1869, Taf. XI, Fig. 1 u. 2.

переходящих друг в друга наверху и внизу. Сравнивая разрез с предыдущим рис. 8, мы, конечно, убеждаемся, что эта перегородка есть не что иное, как нижний конец внутреннего пузыря или мешка, стенки которого здесь весьма сближены. По бокам этой пластинки лежат два кольца, соответствующие поперечным разрезам боковых лопастей. Наружный слой состоит везде из одного слоя цилиндрических клеток. Между внутренними частями и кожею заметна довольно широкая щель, которой не было видно на рис. 8. Эта щель, вероятно, произошла оттого, что внутренние органы при окреплении в разных жидкостях, и в особенности при запаивании в воске, сильнее стянулись, нежели наружные. Поперечный разрез через верхний или головной конец зародыша представлен на рис. 10 и указывает на несколько более сложное отношение частей, нежели это можно было ожидать при рассматривании зародыша только снаружи.

Внутри мы видим, во-первых, три полости, окруженные однослойным цилиндрическим эпителием; эти части соответствуют, конечно, частям *dh* и *lh* рис. 8, но среднее кольцо *dh* оказывается окруженным еще слоем клеток. Этот слой, непосредственно переходящий в верхний лист, состоит из бледных шестиугольных клеток, расположенных в два ряда. Ни происхождение этого слоя, ни его дальнейшую судьбу мне не удалось выяснить; в виде предложения я позволю себе высказать, что этот слой мог произойти из клеток *n* трубки *a* — *dh* (рис. 7), после того как наружное отверстие *a* совершенно замыкается вследствие сближения окружающих его стенок. Возможно впрочем и другое предположение, а именно что клетки *n* (рис. 10) будут просто нижними отрезками клеток верхнего листа передней головной стенки, между которыми несколько вдается средняя лопасть кишечного зачатка. Помимо этого странного клеточного кольца, строение зародыша этой стадии оказывается довольно точно выясненным и может нам служить исходным пунктом для описания дальнейших изменений в строении.

Прежде чем итти к описанию дальнейших изменений, мы еще бросим взгляд на отношение внутренних частей зародышей, представленных на рис. 6 и 8.

Хотя мне и не удалось наблюдать непосредственный переход зародышей, представленных на рис. 6, к стадии, изображенной на рис. 8, и я не нашел переходных степеней, но все же вряд ли может подлежать сомнению, что обе боковые лопасти *lh* (рис. 8) представляют только совершенно отделившиеся лопасти, которые на предыдущей стадии еще были в связи со средней лопастью.

Что касается значения описанных нами внутренних частей, то, чтобы скорее установить окончательные названия, я считаю полезным теперь уже указать, что средняя полость *dh* переходит непосредственно в полость пищеварительного канала и, следовательно, ее стенки должны быть рассматриваемы за кишечножелезистый лист. Из полостей *lh* развивается полость тела, а стенка *md* дает брыжейку (мезентерий) и, быть может, некоторые мышечные волокна, тогда как стенка *mh* — главные мышцы тела; на основании этого мы можем назвать пластинку *md* кишечномышечною, или кишечноволокнистою, пластинкою среднего листа, а пластинку *mh* — кожномышечною пластинкою среднего листа. Этими названиями устанавливается точная терминология отдельных зачатков зародыша. Быть может, слой *n* (рис. 10) можно рассматривать за зачаток нервной системы?

Непосредственно следующей за рис. 8 стадии я не наблюдал, т. е. не наблюдал момента, когда отшнуровывается средний сегмент, но я полагаю, что он образуется вследствие того, что нижняя половина зародыша, представленного на рис. 8, делится поперечною перетяжкою на две половины, верхнюю и нижнюю. Вследствие этого получается зародыш, состоящий из трех сегментов (рис. 11), а именно: 1) головного, 2) туловищного и 3) хвостового. Головной сегмент очень широк, резко обособлен, отшнурован от туловищного глубокою бороздою и небольшим серединным углублением делится на правую

и левую половины. Внутри этого сегмента виден передний конец желудка и обеих пластинок среднего листа и затем сильно развитой подкожный клеточный слой, составляющий всю толщу этого сегмента. Второй, или туловищный, сегмент заключает нижнюю часть кишечного зачатка и средние части обеих пластинок среднего листа. В задний, или хвостовой, сегмент тянутся только пластинки среднего листа, а зачаток кишки уже в него не входит или едва до него достигает. На поверхности туловищного сегмента, и именно на его брюшной стороне, замечаются четыре пучка волосков, которые при внимательном рассматривании оказываются тонкими неподвижными щетинками. Все четыре пучка, как сказано, находятся на брюшной стороне сегмента и притом два пучка — недалеко от серединной линии или собственно на самой брюшной стороне, а два — на боках сегмента. При рассматривании зародыша сверху видны только эти боковые щетинки. Что касается числа щетинок, то их первоначально бывает по четыре или пяти в каждом пучке, и при этом щетинки совершенно цилиндричны, т. е. не заостряются к концам. Как собственно развиваются эти щетинки, мне проследить не удалось; мне казалось, что они непосредственно отлагаются одною из цилиндрических клеток кожи и, по мере отложения снизу новых слоев, постоянно больше и больше выдвигаются наружу. Первоначально они расположены в один ряд и только впоследствии, когда их разовьется далеко большее число, они располагаются кружком. На этой стадии щетинки сидят непосредственно на коже туловищного сегмента, совершенно так же, как это наблюдается на кольцах многих молодых червей.

На следующей стадии, представленной на рис. 12, начинается образование весьма важного органа, а именно мантии. Что касается общей формы личинки этой стадии, то она, во-первых, значительно выросла в длину, причем ее голова получила в передней части несколько четырехугольную форму, и, во-вторых, она стала довольно плоскою. Главные изменения замечаются на туловищном сегменте, на котором начинают

образоваться четыре складки кожи, непосредственно переходящие по бокам и посередине друг в друга. Две нижние складки (рис. 12, *mm*) образуются на заднем конце туловищного сегмента и первоначально имеют форму простых выступов кожи, приподнимающих каждый по два пучка вырастающих щетинок. Оба выступа переходят друг в друга у места, обозначенного буквою *p*, где, однако, еще долго остается небольшая выемка. На спинной стороне того же зародыша замечаются два таких же выступа, но только выемка по серединной линии далеко слабее. По бокам тела выступы, или, точнее, складки кожи, приподымаются или обособляются от туловищного сегмента несколько тише, хотя все же спинные и брюшные непосредственно переходят друг в друга, отграничиваясь только небольшими выемками.

Положение зачатков внутренних органов во всем почти сходно с тем, что мы видели на предыдущей стадии, и только зачаток пищеварительного канала, не следуя за общим разрастанием в длину всех трех сегментов тела, теперь лежит одною своею половиною в головном, а другою в передней половине туловищного сегмента. Всею переднею частью головы зародыш углублен в железистую стенку зародышевого мешка. Зародыш следующей стадии срисован мною сейчас же после извлечения его из зародышевого мешка, без обрабатывания реактивами, и представлен с брюшной и спинной стороны (рис. 13 и 14). Так как зародыши совершенно непрозрачны, то я и не мог указать на расположение внутренних органов. На обработанных же реактивами и просветленных препаратах этой стадии отношение органов оказывается весьма сходным с тем, что мы видели на рис. 12.

Главное отличие зародышей этой стадии состоит в значительном развитии той складки кожи, которая на предыдущей стадии только в виде выступа или валика едва обособлялась от общей поверхности зародыша; здесь же мы видим уже совершенно ясную складку, покрывающую не только задний конец туловищного, но и часть хвостового сегмента. На рис. 13, где

зародыш представлен снизу, мы видим, что складка кожи с этой стороны еще незначительна, и на ней, притом на ее наружной поверхности, помещаются четыре пучка уже довольно длинных щетинок, достигающих конца хвостового сегмента и даже выдающихся дальше. Щетинки уже расположены полукругом. По серединной линии в складке заметна небольшая выемка.

Рассматривая этого же зародыша со спинной стороны, мы замечаем на головном сегменте два темных пятна — зачатки глаз. Мантия на этой стороне значительно более обособилась, и ее средняя, или спинная, часть опускается далеко кзади, покрывая почти целую переднюю половину хвостового сегмента. Из щетинок видны только боковые пучки, и притом только настолько, насколько они выдаются из-под прикрывающей их начало мантии. Зародыши на этой стадии еще помещаются в зародышевых мешках, и на них еще незаметно мерцательных ресничек, точно так же они не производят еще никаких сокращений. Они встречаются довольно часто и у тех, у которых появлялись уже четыре глазных пятна; я замечал мерцательные реснички на головном и хвостовом сегментах.

Дальнейшие изменения личинки состоят в большем развитии тех зачатков, которые мы уже видели раньше, затем в развитии мышечной системы и окончательном развитии мантии. Так как весь ход этих изменений мне проследить не удалось, то мне остается только описать зрелую личинку, как она представляется по выходе из зародышевого мешка.

Вполне развитая свободно плавающая личинка представлена мною на рис. 15. Мы отличаем в ней: головной сегмент, туловищный и хвостовой, и затем сильно развитую мантию, обыкновенно прикрывающую своими лопастями как туловище, так и хвостовой сегмент; затем, на краю нижней лопасти мантии помещаются четыре пучка весьма длинных щетинок, расположение которых указано на рисунке.

Что касается подробностей строения этих частей, то головной сегмент имеет форму зонтика, на вершине которого заме-

чается небольшая, несколько отграниченная часть, покрытая короткими мерцательными ресничками и на которой помещаются четыре глаза; глаза состоят из темного пигментного основания и светлого преломляющего свет тела, соответствующего или роговой оболочке, или чечевице. Все четыре глаза расположены на спинной стороне головы, и при рассматривании личинки с брюшной стороны они не видны. Только что описанную среднюю часть головного сегмента следует рассматривать собственно за голову, соответствующую более обособленной голове личинки *Thecidium*, описанной уже Лаказ-Дютье.* Остальная часть головного сегмента имеет форму широкого и толстого края зонтика. Головной сегмент соединяется со следующим сегментом тела узким стержнем (рис. 15, *s*). Вся эта часть тела покрыта с поверхности, или, точнее, сверху и вдоль края, весьма длинными мерцательными ресничками, представляющими главный орган плавания личинки. Вдоль края отдельные большие эпителиальные клетки несколько выдаются своими серединными частями, и поэтому край зонтика кажется несколько бахромистым или с небольшими выемками и выступами.

У некоторых личинок вдоль края зонтика расположены темные пигментные пятна, у других же личинок этих пятен не бывает. Между теми личинками, у которых вдоль края зонтика заметны пигментные пятна, они бывают различных оттенков, от едва заметно желтоватых, кирпично-красных, бурых и до совершенно черных. Это присутствие или отсутствие пигментных пятнышек вдоль края зонтика объясняется, мне кажется, тем обстоятельством, что у многих брахиопод одного и того же вида большее или меньшее развитие пигмента бывает весьма различно. Одни экземпляры, напр., *Argiope* совершенно белые или совершенно не имеют пигмента, другие же кирпично-красного цвета, и это зависит, сколько я мог заметить, от краски окружающих предметов. Лаказ-Дютье,

* Ann. d. Sci. Natur. Zool., 4-me série, v. XV.

говоря о пигментах *Thecidium*, приводит также несколько указаний, относящихся к рассматриваемому нами вопросу. Что касается внутреннего строения головного сегмента, то я заметил, что под наружным эпителием находится небольшое количество соединительной ткани с звездчатыми клетками и затем идущие радиально от стержня тонкие, нежные мышечные волоконца. Передний конец зачатка пищеварительного канала, проходя через стержень, которым голова соединена с туловищным сегментом, несколько вдается в головной сегмент. Зачатков нервной системы мне открыть не удалось.

В туловищном сегменте личинки соединены все главнейшие органы будущей брахиоподы; тут находится бо́льшая часть пищеварительного канала, все главные мышцы и, наконец, с ним же непосредственно соединена и на нем помещается мантия. Туловищный сегмент соединяется с головным узкою частью *s*, которую мы назвали стержнем; последний состоит из кожи, затем пищеварительного канала и лежащих вокруг него нежных мышечных волокон *f*, идущих из туловищного сегмента в головной, и, вероятно, мезентериальной пластинки, которой впрочем мне не удалось заметить вследствие непрозрачности объекта.

Переходя теперь к более подробному описанию туловищного сегмента, мы прежде всего рассмотрим строение самого сегмента, а затем уже и покрывающей его складки кожи — мантии. При описании этого сегмента я буду ссылаться на два рисунка, именно на рис. 15 и 17, из которых на первом представлена личинка, не обработанная реактивами, в том виде, как она плавает в воде, а мышцы и пищеварительный канал нанесены после того как личинка была несколько прижата покрывательным стеклом. Рис. 17 сделан с обработанной реактивами и затем просветленной личинки. На этой последней мантия сильно подтянута, также сильно стянуты и другие части, но зато расположение мышечных пучков видно далеко яснее. Притом на рис. 15 личинка представлена со спинной, а на рис. 17 с брюшной стороны. Кроме того, более точному

описанию этого кольца поможет нам и рис. 16, который сделан с поперечного разреза этого кольца.

После многих, большей частью бесполезных усилий, мне, однако, наконец, удалось приготовить несколько порядочных поперечных разрезов из этой части личинки. Один из этих разрезов и служил объектом для приведенного рис. 16. От верхнего конца туловищного сегмента идет круговая складка кожи — мантия (рис. 15 и 17, *mt*), о строении которой мы будем говорить несколько позже. Книзу от этой складки кожа личинки относительно довольно толстая и, как оказывается, на поперечном разрезе (рис. 16, *h*) вся состоит из одного слоя высоких цилиндрических клеток, нигде не покрытых мерцательными ресничками. На брюшной стороне тела, с двух сторон, именно в тех местах, где прилегают мышцы (рис. 16), эпителий несколько длиннее, так что здесь замечаются два утолщения кожи. Кутикулы, т. е. верхней кожицы, я не замечал. Непосредственно под кожею лежит несколько мышечных пучков, из которых два сильных мышечных пучка *ms* (рис. 15 и 17) идут от боковых стенок рассматриваемого сегмента в хвостовой сегмент. Эти два пучка сильно развиты и хорошо видны как на живой, несколько придавленной личинке, так и еще лучше на просветленных препаратах. Затем на живой и придавленной личинке видны нежные волоконца, идущие от задней части кишечного зачатка (рис. 15, *md*) к боковым стенкам туловищного сегмента; на просветленном препарате (рис. 17, *md*) эти волокна казались идущими просто от верхней спинной стенки сегмента к брюшной и при рассматривании как сверху, так и снизу представлялись только в поперечном разрезе.

Упомянутые две пары мышечных пучков видны и на живых придавленных экземплярах; других же мышц на живых личинках мне наблюдать не удалось, но они выступали с достаточной ясностью на просветленных препаратах. К ним принадлежит пара больших мышц *z*, идущих от средней части туловищного сегмента, вдоль зачатка пищеварительного канала,

кверху, к месту прикрепления мантии и здесь разделяющихся каждая на два больших пучка, идущих к месту прикрепления щетинок; отсюда же идет множество отдельных мышечных волокон к обеим лопастям мантии и к голове. Затем верхняя и средняя части туловищного сегмента заняты зачатком пищеварительного канала, который представляется сплошною овальною массою, окрашенною в довольно яркий кирпично-красный цвет. Вокруг задней части зачатка пищеварительного канала заметна нежная оболочка, которая тянется книзу, вдоль середины сегмента *b* в виде двойной нежной перегородки. На разрезе, который мне удалось сделать через не очень сильно стянувшуюся личинку, отношение внутренних органов и оболочек друг к другу выступает с большой ясностью, а именно, на рис. 16 мы видим поперечный разрез зачатка пищеварительного канала *d*, который оказывается состоящим из плотно прилегающих друг к другу конических клеток, окружающих едва заметную маленькую щель и наполненных жировыми шариками. Зачаток пищеварительного канала плотно прилегает к спинной стенке сегмента, так что между ними не остается ни малейшего промежутка.

По бокам зачатка пищеварительного канала виден нежный клеточный слой (рис. 16, *b*), который переходит на боковую стенку тела, затем тянется книзу и здесь переходит весь в мышечный пучок *ms*, может быть еще покрытый свнутри клеточным слоем; тот же клеточный слой, спускаясь от зачатка пищеварительного канала книзу, вместе с прилегающей к нему с другой стороны соответствующей клеточной пластинкой образует двойную перегородку *bb*, разделяющую полость тела на правую и левую. Этот слой несомненно образует брыжейку. К сожалению, из этих маленьких объектов мне никак не удавалось приготовить правильную серию разрезов, чтобы видеть отношение брыжейки в других частях этого сегмента.

Прежде чем окончить описание туловищного сегмента, мне остается сказать еще, что у сильно пигментированных экземпляров личинок по бокам этого сегмента замечалось

по два кирпично-красных пятна вследствие отложения пигмента в поверхности эпителия кожи. Нам теперь остается рассмотреть строение той складки, которая покрывает весь этот сегмент и которую мы назвали мантиею. На личинке рис. 15 мы видим, что эта складка кожи, начинаясь с верхней части туловищного сегмента, тянется книзу, достигая по бокам нижней половины этого сегмента; затем отсюда идут две лопасти *e*, уже более тонкие, покрывающие весь хвостовой сегмент личинки. На рис. 17, т. е. на обработанной реактивами и просветленной личинке, ясно видно, что мантия состоит из двух оболочек — наружной *n*, очень тонкой, и внутренней *i*, довольно толстой. Поперечный разрез мантии (рис. 16, *nni*) очень ясно показывает относительную толщину обеих оболочек. Внутренняя стенка мантии *i* состоит из довольно длинных цилиндрических клеток, тогда как наружная *n* — из плоского мостовидного эпителия. Между обоими эпителиальными слоями идут тонкие нежные мышечные волоконца. Мантия ни с поверхности, ни свнутри не покрыта мерцательными ресничками, и последние находятся только вдоль нижнего края мантии.

Вдоль края нижней половины мантии, на ее наружной стороне, видны четыре светлых кружка, на которых, или, вернее, в которых, укрепляются пучки весьма длинных, совершенно гладких щетинок. На рис. 17 представлены как кружки, в которых прикрепляются щетинки, так и положение последних при сильно стянутой мантии. На рис. 18 (табл. II) я представил сильно стянувшуюся личинку снизу. Посередине мы видим туловищный (*t*) и хвостовой (*s*) сегменты, а книзу и кверху лопасти мантии; белая полоса означает покрытый мерцательными ресничками край мантии, и в ее брюшной лопасти четыре пучка щетинок, торчащих по всем направлениям. Если такую стянувшуюся и расставившую свои щетинки по всем направлениям личинку покрыть покровной пластинкой, то все внутренние органы и кожа сразу совершенно разрушаются. Я объяснял себе это явление тем, что щетинки

вдавливаются и пронизывают личинку по всем направлениям и этим разрушают все ткани, содержимое которых и вытекает. Вследствие этого оригинального обстоятельства прижать личинку так, чтобы рассматривать внутренние органы, удается весьма редко и только при постепенном надавливании, когда личинка предварительно сама зайдет в такое место, где она уже не может расставить щетинок.

Теперь мне остается сказать еще относительно строения хвостового сегмента. Наружные стенки этого сегмента состоят из весьма длинных цилиндрических клеток. Внутри его тянется двойная мезентериальная перегородка и в него продолжаются и здесь оканчиваются мышцы *ms*. Вся поверхность этого сегмента покрыта длинными мерцательными ресничками.

Чтобы получить личинок, я просто раскрывал зародышевые мешки, и тут между различно развитыми зародышами попадались и более или менее зрелые личинки. Но личинки, полученные таким образом, в большинстве случаев скоро умирали; очевидно, они были вынуты, не достигнув еще полной зрелости. Впоследствии, когда я уже располагал значительным материалом, я просто отбирал самок, которых наполненные зародышами мешки просвечивали через раковину, и помещал их в небольшую банку; на следующий же день обыкновенно выплывали из некоторых *Argiope* зрелые личинки, которые часто сейчас же и прикреплялись или к стенкам сосуда, или к раковине матери; некоторые личинки плавали несколько дольше, но те, которые не прикреплялись в течение первого дня, обыкновенно уже не прикреплялись вовсе, теряли щетинки, стягивали отчасти мантию и затем умирали. Обыкновенно личинки держатся на дне стакана и тут же прикрепляются; только сравнительно очень немногие садятся на стенках стакана, в особенности же редко у уровня воды. Личинки плавают обыкновенно в том положении, как это представлено на рис. 16, т. е. щетинки сходятся за задним хвостовым сегментом; главным, если не единственным органом плавания служит голова

и преимущественно ее зонтикообразный, покрытый длинными мерцательными ресничками край.

Голова часто сгибается то на ту, то на другую сторону, на своем тонком стебельке. При малейшей опасности личинки стягивают мантию и несколько расставляют щетинки; так, плавая между другими личинками, встречаясь и сталкиваясь с ними, они слегка раздвигают щетинки, но сейчас же опять их сложат и плывут дальше, обойдя препятствие; если же они натолкнутся на препятствие, которое обойти не могут, то сильно стягиваются, как это приведено на рис. 17 и 18; то же делают, если до них дотронуться булавкой или втянуть их в пипетку. Приемы личинок вообще весьма напоминали то, что делают личинки многих кольчатых червей, в особенности *Mitraria* и личинки спиноид вообще.

На поверхности моря, несмотря на то, что я часто и много ловил мюллеровской сеткой, мне никогда не попадались личинки брахиопод, хотя я ловил много и на тех местах, где на дне чуть ли ни на каждом камне сидит много *Argiope* и *Thecidium*. Очевидно, что личинки не поднимаются до поверхности моря, путь в 40 или 80 саженей для них слишком длинен, и сейчас же, после выхода из зародышевого мешка и тела матери, непосредственно прикрепляются к окружающим предметам; этим можно отчасти объяснить, что брахиоподы встречаются обыкновенно в большом числе в одном и том же месте и часто сидят одни на других. Если бы только личинки плавали на поверхности моря или вообще вели бы более продолжительную жизнь в личиночном состоянии, то попались же бы они кому-нибудь из тех натуралистов, которые со времен Мюллера, т. е. в течение 40 лет, так неутомимо исследуют всяких пелагических животных и ведущих пелагическую жизнь личинок. Очевидно, что личиночная жизнь брахиопод очень кратковременна, проходит вся на дне моря и что огромное большинство брахиопод родят прямо зрелых личинок, как это теперь уже известно для *Argiope* и *Terebratula* — по моим настоящим исследованиям, для *Thecidium*—по исследованиям Лаказ-Дютье.

Описанием организации зрелой личинки оканчивается первый период развития, и мы перейдем теперь ко второму периоду, т. е. посмотрим, каким образом из плавающей, червеобразной личинки развивается сидящая, снабженная двумя известковыми раковинами брахиопода.

Второй период

Превращение личинки начинается с того, что хвостовой сегмент начинает выпотевать липкое вещество, которым личинка и прилипает к какому-нибудь предмету; нередко случалось мне видеть, что это вещество склеивало между собою концы щетинок различных пучков, а иногда и все их вместе. Превращение тогда становилось невозможным и, несмотря на извивание и изгибание личинки, она обыкновенно не могла высвободить своих щетинок и умирала с, так сказать, связанными за спиною руками. Те же личинки, которые благополучно пристали к стеклу или ракушке своим хвостовым сегментом, который при этом сейчас же терял свои мерцательные реснички, стягивали свою мантию вроде того, как это представлено на рис. 17, и затем, продолжая ее переворачивать все больше и больше на голову, совершенно окружали головной сегмент (рис. 19); при этом переворачивании нижняя и верхняя (т. е. брюшная и спинная) лопасти мантии отграничивались друг от друга резче. На рис. 19 представлена прикрепившаяся личинка, у которой перевернувшаяся на голову мантия уже наполовину закрыла головной сегмент. Еще дальнейшая стадия представлена на рис. 20. У этой последней обе лопасти мантии совершенно перевернулись, и края их сошлись на переднем конце, окружив голову со всех сторон и оставив еще небольшой промежуток между головою и краем мантии.

При этом переворачивании внутренняя сторона мантии, которая прилегала к туловищу личинки, именно поверхность *i* (рис. 16, 17, 18), стала теперь наружной поверхностью мантии, а бывшая у личинки наружной *n* (рис. 16, 17, 18) стала теперь внутренней, а при этом очевидно, что четыре пучка

щетинок, которые сидели у личинки на наружной стороне брюшной лопасти мантии, теперь у брахиоподы попали на внутреннюю поверхность нижней лопасти.

Таким образом, у молодой *Argiope* с плотно прилегающими друг к другу обеими лопастями мантии основные и нижние части щетинок прикрыты верхней лопастью мантии. Молодая брахиопода сохраняет еще некоторое время способность расставлять при опасности свои щетинки, хотя уже и не по всем направлениям, как это делала плавающая личинка, и затем сближать их при спокойном положении, но это продолжается недолго, вскоре она теряет возможность управлять своими щетинками, и они начинают выпадать; на 2-й и 3-й день после превращения щетинок обыкновенно уже вовсе не остается. В виде исключения я, однако, замечал, что щетинки сбрасывались личинкою еще до превращения, и, точно так же обратно, иногда встречал уже довольно давно превратившихся личинок, уже с отлагающеюся известковою раковиною, но еще сохранивших щетинки. Тот и другой случай я считаю аномальными, которые притом и попадаются очень редко.

Из сказанного очевидно, что эти щетинки не переходят в щетинки, встречающиеся у многих брахиопод вдоль края мантии. Во-первых, у *Argiope* нет щетинок вдоль края мантии, но и у тех брахиопод, у которых встречаются, они представляют новые образования, совершенно не зависимые от зародышевых щетинок. Это я заключаю на том основании, что личинка *Terebratula minor* тоже имеет четыре пучка щетинок и тоже их отбрасывает после превращения, хотя у взрослой формы вдоль края мантии расположены щетинки. Также у молодой *Terebratulina cap. serpentis* я тоже не нашел щетинок. После перегиба мантии на голову туловищный сегмент оказывается, конечно, совершенно открытым и как на нем, так и на обеих лопастях мантии и на хвостовом сегменте начинает отлагаться толстая кутикула — верхняя кожица. Эта толстая верхняя кожица придает сразу такую плотность обеим лопастям мантии, что они уже не в состоянии изгибаться и

стягиваться, как у личинки, а могут лишь производить одно движение, т. е. приподыматься кверху и опускаться, т. е. открываться и закрываться. При прикреплении личинка выделяет из хвостового сегмента довольно большое количество мелкозернистого вещества с большим или меньшим количеством светлых пузырьков, и этим личинка прилипает или, так сказать, приклеивается к предметам, затем вновь выделяемые слои кожицы еще более скрепляют эту связь.

Из всего сказанного видно, что сущность или главные черты превращения весьма просты; все заключается в том, что состоящая из трех сегментов личинка, снабженная двулопастной кожной складкой, мантией, вокруг туловищного сегмента, прикрепляется хвостовым сегментом и переворачивает мантию на голову. Эти обе, спинная и брюшная, складки кожи дают соответствующие лопасти мантии — спинную и брюшную. Что касается внутренних органов, т. е. зачатка пищеварительного канала и мышц, то зачаток пищеварительного канала сохраняет некоторое время и у брахиоподы то же строение; мышцы же личинки прямо переходят в главные мышцы брахиоподы, т. е. в мышцы стебелька — замыкатели и, быть может, отмыкатели раковин.

Что касается первых двух систем мышц, то те две мышцы, которые шли у личинок по брюшной стороне тела, от туловищного сегмента к хвостовому, именно мышцы *ms* (рис. 15 и 17), непосредственно переходят в обе главные брюшные мышцы стебелька *ms* (рис. 20); затем передняя пара мышц личинки, которую мы обозначили буквою *zz*, является у молодой брахиоподы в виде пары мышц, лежащих около передней половины кишечного зачатка и расходящихся на переднем конце к еще не отпавшим щетинкам; затем средняя пара мышц, которая на личинке была видна в виде двух точечных мест (рис. 17, *md*), так как была видна в поперечном разрезе, превращается теперь в пару мышц, идущих около заднего конца зачатка пищеварительного канала, от спинной стенки тела к брюшной. Эту пару мышц я считаю собственно отмыкателями, предполо-

жение, которое основано на их положении у более развитой брахиоподы. На некоторых молодых брахиоподах можно было еще проследить от мышц *zz* мелкие одиночные волоконца, идущие к мантии и к голове. Головной сегмент после превращения теряет свою зонтикообразную форму; особенно скоро пропадают края, и голова становится несколько цилиндричною. На этой стадии брахиопода еще в состоянии двигать головным сегментом, который она изгибает и наклоняет то в ту, то в другую сторону. Точечные зачатки глаз еще остаются в том же виде, как и у личинки.

Молодая брахиопода следующей по развитию стадии представлена мною на рис. 21, причем рисунок сделан с живого экземпляра. Раковина, хотя все еще состоящая только из кутикулы, стала довольно плотною, и по углам видны уже сочленения, или зачаток зубчиков; щетинок уже нет и следа. Молодая брахиопода представлена со спинной стороны. Отличие от стадии, представленной на рис. 20, уже весьма значительно. Во-первых, та часть, которая произошла из туловищного сегмента *t* личинки, стала далеко меньше, и затем стебелек, или бывший хвостовой сегмент, несколько передвинулся на спинную сторону. Мышцы на живом экземпляре видны очень плохо, и только мышцы стебелька еще слабо заметны. Зачаток пищеварительного канала стал почти совершенно круглым, а на голове образовалось воронкообразное углубление, нижняя стенка которого доходит до зачатка. Это углубление есть, очевидно, пищепровод. Глазные пятна еще видны по бокам головы. К числу важных образований этой стадии принадлежит вырастание жабр. Им предшествует слабое утолщение спинной лопасти мантии, отстоящее недалеко от края; затем на этом утолщении появляются четыре направленных кнутри бородавчатых выступа, в этих выступах видны полости. Эти выступы не стоят ни в каком отношении с головою и образуются как простые отростки мантии.

Только весьма немногие, превратившиеся в стаканах брахиоподы достигли у меня этой стадии, большинство умирало

раньше, и только всего у двух я мог наблюдать это образование жабр. Мне посчастливилось найти и на камнях, в соседстве с старыми *Argiope*, несколько таких же стадий, так что развивавшиеся в стаканах могут считаться вполне нормальными. Когда первый раз попалась подобная стадия, с первого взгляда я принял эти четыре жаберные выступа за те тоже четыре бугорка, в которых сидели щетинки, но при ближайшем исследовании это оказалось совершенно неверным. Бугорки, в которых сидели щетинки, расположены, во-первых, на брюшной лопасти мантии, а зачатки жабр на спинной; затем, после выпадения щетинок, бугорки тоже вскоре пропадают, и от них не остается ни малейшего следа к тому времени, когда начинают вырастать жабры.

У меня было несколько непосредственно следующих стадий, но, к моему сожалению, я их положил в хромовую кислоту с целью точнее исследовать мышечную систему, но они как-то затерялись между другими препаратами, а я между тем упустил сделать рисунки; у меня сохранился рисунок только уже несколько более поздней стадии, с шестью довольно большими и четырьмя несколько меньшими жабрами.

Эта *Argiope* снабжена уже десятью жабрами, причем самыми длинными оказываются шесть боковых (по три с каждой стороны) жабр; затем по длине следуют за ними две, лежащие под ротовым отверстием, и, наконец, самыми короткими будут две передние жабры. Основание жабр помещается на утолщенном валике мантии и составляет почти правильный кружок, задняя часть которого только слегка вогнута, и на ней-то и сидят две самые задние жабры. Что касается строения этого кружка, то он состоит из утолщенных эпителиальных покровов, причем последние более толсты на внутренней стороне валика и более тонки на его наружной стороне. Внутри этот валик выполнен утолщенным подкожным кутикулярным слоем, который образует светлую пластинку вдоль всего основания жабр, составляя как бы поддерживающий жабры аппарат. В этом светлом слое в тех местах, где над ним помещается

жабра, видно по небольшому круглому отверстию, которое продолжается с одной стороны в полость жабры, с другой — в полость тела.

Что касается самих жабр, то они представляют простые выступы уже описанного валика и состоят снаружи из ясных цилиндрических эпителиальных клеток, более длинных на внутренней, обращенной к ротовому отверстию, стороне и более коротких, а на больших жабрах — даже плоских, клеток внутренней поверхности. Мерцательные реснички расположены только на внутренней поверхности жабр. Под наружным эпителием лежит довольно толстый кутикулярный слой, составляющий непосредственное продолжение подкожного кутикулярного слоя основания жабр, и он уже ограничивает центральную довольно узкую полость. На некоторых препаратах мне казалось, что эта полость выстлана еще тонким эпителием, хотя с положительностью я этого утверждать не могу. На внутренней стороне этой полости, плотно прилегая к кутикулярному слою, тянется несколько мышечных волоконец. Это, очевидно, сгибатели жабр, тогда как выпрямление происходит благодаря упругости подкожного кутикулярного слоя. Все жабры своими концами загнуты несколько внутрь, к лежащему здесь на небольшом бугорке ротовому отверстию; последнее ведет через довольно короткий пищепровод в совершенно круглый желудок, снабженный на нижней стороне очень коротким коническим выступом — зачатком кишки.

Стенки пищеварительного канала состоят из очень узких цилиндрических клеток, покрытых мерцательными ресничками. Снаружи пищеварительный канал окружен весьма нежною мезентериальною оболочкою, которою он привешен к спинной и брюшной раковинам. Печени еще нет и зачатка, но зато клетки желудка окрашены в довольно темный буровато-желтый цвет и наполнены большим количеством жировых шариков. Очевидно, роль печени играет у этих молодых форм еще желудок, а печеночные лопасти, как мы увидим ниже, обособляются далеко позже.

Что касается мышц, то на описываемой стадии (рис. 21') они были видны с необыкновенною ясностью. Прежде всего выступает большая парная брюшная мышца стебелька *ms*; она состоит из 12 или 15 плоских мышечных волокон, прикрепляющихся на довольно большом пространстве на брюшной раковине и сходящихся почти в одну нить у начала стебелька. Передние концы этой мышцы тянутся далеко кпереди и прикрепляются к раковине над основанием жабр. Кроме этой, самой большой мышцы, видны с такою же ясностью оба замыкателя, которые идут по бокам желудка и пищепровода от верхней раковины к нижней. Между ними можно собственно отличить внутренних и наружных замыкателей. Внутренний имеет более коническую форму z', прикрепляется своими расходящимися к брюшной (нижней) раковине волокнами и сходится в один узкий пучок или даже в простой тяж, прикрепляющийся к спинной раковине. Наружный замыкатель z'' состоит из 6 или 8 параллельно идущих волокон, прикрепляющихся одним концом к спинной, другим к брюшной раковине.

Кроме этих мышц, значение которых совершенно ясно, непосредственно за желудком видны две довольно большие мышцы *md*, которые прикрепляются к раковине между идущими здесь почти параллельно мышцами стебелька. Так как противоположные концы этой мышцы идут прямо к заднему концу спинной раковины, то я их считаю за внутренних отмыкателей. Относительно строения раковины этой брахиоподы я не могу сообщить совершенно точных данных, так как у меня сохранился только хромовый препарат.

Переходя теперь к более развитой брахиоподе, мы приведем одну с 12 жабрами, хотя, к сожалению, эта стадия была довольно плохо сохранена. Она представлена на рис. 22. У этой брахиоподы раковина состояла кроме хитиновой пластинки еще и из нежных известковых слоев, имевших нежные продольные черточки; но характерных для раковин брахиопод поровых канальцев еще не было; последние появляются

несколько позже, при разрастании раковины, и всегда образуются у края мантии, так что их никогда не бывает в той части раковины, которая покрывает молодую брахиоподу стадии, приведенной на рис. 22.

Рис. 22 сделан с молодой брахиоподы, обработанной хромовой кислотой и затем просветленной креозотом, и притом сделан с брюшной стороны, откуда лучше видно расположение мышц. Разросшаяся брюшная раковина совсем покрыла с этой стороны остаток туловищного сегмента личинки, который еще несколько выдается при рассматривании со спинной стороны. Жабры, в числе двенадцати, расположены вокруг утолщенного кольца мантии и в каждой видна полость и пучок мышц, идущих вдоль внутренней стенки канала. Две жабры, прикрытые ротовым бугорком, были так плохо видны, что я их не нарисовал. Как в жабрах, так и в кольце заметен уже внутренний хитиновый слой, который образует у *Argiope* остов как всего жаберного аппарата, так и отдельных жабр. Между жабрами, внизу, виден головной бугорок, по середине которого лежит щелевидное отверстие, ведущее через пищепровод в полость желудка. Из мышц тут видны те же, которые были видны как у только что превратившейся личинки, так и у стадии рис. 21; мы тут находим две ясно обособленные пары мышц z' и z''. Это — обе пары замыкателей раковины, и возможно, что и у личинок они уже представляли двойной пучок, только близко слитый. Мышцы занимают положение, сходное с тем, которое мы видели и раньше (рис. 21). Глаз я не находил у молодых *Argiope*, но зато видел два довольно хорошо развитых глаза у всех *Megerlea truncata*; они были расположены в ряду между жабрами и всегда являлись в числе двух пигментных пятен, с очень слабо выступавшим хрусталиком.

Из дальнейших стадий развития у меня подобрано только несколько, из которых я приведу рисунок молодой *Argiope* с 18 жабрами. На рис. 23 и 24 у меня приведено изображение раковин с брюшной и спинной стороны, а на рис. 25 и 26 —

изображение внутренних органов и жабры той же брахиоподы, как они видны с брюшной и спинной сторон.

На рис. 23 мы видим нижнюю раковину с брюшной стороны; при самом поверхностном рассматривании замечается сильно выпуклая средняя часть и совершенно плоские, почти горизонтальные края *r*. Что касается структуры раковины, то в ней заметны концентрические черты, соответствующие, очевидно, разрастанию в длину и ширину; таких концентрических кругов очень много, но яснее и резче выдаются пять или шесть. Эти большие круги, вероятно, соответствуют известным периодам роста, причем в один период раковина может разрастаться преимущественно по краю, а в другой отлагаются уплотняющие ее известковые слои. Из этих кругов на приведенном нами рисунке резче других выдаются круги первый и шестой. Часть раковины от шестого круга к периферии, очевидно, самого новейшего образования, в ней еще нет так называемого призматического слоя, а только слабая продольная полосчатость с образующимися, еще совершенно нежными и едва заметными, поровыми каналами раковины. Часть раковины, от первого круга кзади, тоже ясно отличается от остальной раковины, во-первых, тем, что в ней нет ни одного порового канальца, и, во-вторых, тем, что ее призмы стоят к наблюдателю в вертикальном направлении и видны только в разрезе. Эта часть раковины принадлежит, вероятно, первой, эмбриональной раковине, которая образовалась отложением хитиновых и известковых слоев раковины на всей поверхности мантии, а не нарастанием вдоль края. В той части раковины, которая расположена между первым и шестым концентрическими кругами, замечается, что вся известковая часть состоит из более или менее правильных призм, или яйцевидных пластинок, направленных своим передним, широким концом кпереди, а острым кзади; в этой же части находятся и все вполне развитые поровые канальцы, снабженные толстыми, сильно преломляющими свет известковыми стенками. При рассматривании той же молодой *Argiope* со спинной

стороны мы замечаем, что спинная раковина несколько меньше и как бы усечена на заднем конце; в нее, в задних углах, вдаются два зубца *z*, которыми она сочленяется с нижней раковиной. Между ее задним краем *a* и задним краем нижней раковины *a′* существует довольно значительный промежуток, в котором заметна еще часть, соответствующая части кожи туловищного сегмента личинки, уже впрочем покрытая толстой кутикулой и продолжающаяся непосредственно в стебелек *st*.

Чтобы представить и расположение внутренних органов той брахиоподы, раковину которой мы сейчас рассмотрели, последняя была растворена в хромовой кислоте, и на просветленном препарате стали ясно видны те части, которые и представлены на рис. 25 и 26. На рис. 25 *Argiope* представлена с брюшной стороны. Отсюда мы видим полный круг жабр, состоящий из 18 стебельков, расположенных симметрически, по девяти с каждой стороны, и на верхнем конце круга заметен небольшой выступ *a*, соответствующий тому месту, под которым растет в верхней раковине продольный выступ (crista), делящий впоследствии жаберные пластинки на две лопасти. Жаберные стебельки состоят уже на этой стадии из тех же частей, как и у взрослых, т. е. из центральной полости, окруженной толстым хитиновым слоем, на внутренней части которой лежит пучок мышц, сгибающий жабру, и затем наружного эпителия. Между двумя нижними средними жабрами, прикрытое тем несколько приподнятым краем, на котором прикрепляются жабры, лежит ротовое отверстие, ведущее через слабо просвечивающую часть пищепровода в желудок. Из мышц видны те же пучки, которые мы уже описали, рассматривая стадию, представленную на рис. 21 и 22. Самая наружная будет большая мышца *ms*, идущая от брюшной раковины к стеблю; затем две мышцы *z′* и *z″* — оба замыкателя, и, наконец, мышца *md* — предполагаемый отмыкатель, прикрепление которого на нижней раковине подвинулось теперь несколько кпереди; своим противоположным концом эта мышца

прикрепляется к заднему, несколько вдающемуся внутрь, серединному концу спинной раковины (рис. 26, *c*).

Рассматривая ту же брахиоподу с противоположной, т. е. спинной, стороны (рис. 26), мы видим противоположные концы замыкателей *z'* и *z''* и отмыкателей *md* раковины; средние отмыкатели прикрепляются к заднему краю верхней раковины (*c*). При рассмотрении брахиоподы с этой стороны мы находим новую пару мышц, которой до сих пор мы не наблюдали; это две маленькие мышцы *md*, которые, начинаясь тяжем по бокам заднего конца верхней раковины, идут к задним частям нижней раковины и прикрепляются тут, недалеко от выемки, окружающей зубец *z* нижней раковины, и дальше кзади, к той части нижней раковины, которая выдается кзади больше верхней, именно к части *d'*. Эту пару мышц я тоже считаю отмыкателями раковины, так что у этой молодой *Argiope* мы будем иметь двух отмыкателей *md* и *md'* и двух замыкателей *z'* и *z''*. Так как обе мышцы *md* и *md'* лежат собственно уже за местом сочленения спинной раковины с брюшною, т. е. за зубцами *z*, то, очевидно, они при сокращении будут поднимать верхнюю раковину, которая на зубцах *z* будет подниматься, как на рычаге.

С этой стороны молодой брахиоподы отлично виден и весь ее пищеварительный канал, который состоит из широкого пищепровода, на противоположной стороне которого просвечивает ротовое отверстие, затем желудок с его двумя боковыми печеночными выступами. Желудок окружен тонкой мезентериальной оболочкой, прикрепляющейся к спинной раковине. Нервной системы я не мог отыскать на этой стадии, точно так же как и сердца, которого впрочем никогда не замечал и на взрослых живых экземплярах.

Непосредственно дальнейшее развитие заключается в том, что раковина на своем переднем конце начинает сильно разрастаться в ширину и из приведенной нами продолговатой формы принимает сердцевидную. Затем, на верхней раковине, поддерживающей весь жаберный аппарат, начинает вырастать известковая полоска (crista), и жабры располагаются двумя

лопастями, как это мы видим на взрослой (рис. 27). Приводить рисунки из этого периода роста я считаю излишним и потому перейду к простому описанию взрослой брахиоподы, рисунок которой с разогнутыми лопастями приведен мною, чтобы показать положение яичников и зародышевых мешков. Я не буду говорить о строении раковины *Argiope*, так как она совершенно правильно описана у Зюсса,* да и вообще анатомическое описание не входит покуда в мою задачу.

Я привожу рисунок взрослой *Argiope* и краткое описание только потому, что очень трудно найти сколько-нибудь точные указания о внутреннем строении *Argiope*, а это все же нужно, чтобы видеть, насколько последняя из описанных нами стадий отличается от вполне зрелой формы.** На приводимом рисунке *Argiope* представлена с развернутыми лопастями мантии, причем верхняя лопасть отогнута кпереди, в том направлении, как она вообще отгибается у открытой раковины, но только несколько больше. Раковина растворена в хромовой кислоте, и в мантии видны только в виде точек поровые канальцы. Что касается самих канальцев, то они представляют трубчатые клеточные продолжения мантии и идут через всю толщу раковины. Присутствие этих канальцев составляет, как известно, главный характерный признак раковины *Brachiopoda*, по которому ее всегда можно узнать, если бы даже попался небольшой обломок. На передней лопасти *A* нам прежде всего представляется двулопастной жаберный аппарат, имеющий собственно форму подковы, только с сравнительно небольшим промежутком по середине, где мантия вообще сильно приподнята лежащей под нею известковою полосою. Расположение жабр совершенно сходно с тем, какое встречается у пресноводных мшанок. Основание жаберного аппарата

* Classifikation der Brachiopoden von Th. Davidson, deutsch bearbeitet von E. Sues. 1856, S. 58 u. 49.

** Лучшее описание находится у Dall. Report on the Brachiopoda obtained by the Unit. St. Coast Survey Expedition, p. 20, но это сочинение доступно весьма немногим.

несколько приподнято над общей поверхностью раковины, идущей вокруг раковины лентообразной известковой полоской; немного отступив от края *a*, расположены отдельные жаберные стволики, в которые тянется общая полость и мышцы. Жабры расположены довольно однообразно вдоль края жаберного аппарата и все одинаковой длины.

Э. С. Морз описывает у своего вида *Argiope*, что серединные жабры задней стенки, т. е. у *b*, длиннее остальных, но у *A. neapolitana* этого нет. Кнутри от жабр и, следуя везде вдоль их основания, тянется вертикальная кожистая складка *c*, покрытая сильными мерцательными ресничками. Эта складка, ограничивая желобкообразное пространство, лежащее у основания жабр, вероятно, служит для направления к ротовому отверстию всех мелких питательных частичек, которые привлекаются всеми жаберными ветками вообще. Внутри этого ограниченного вертикальной пластинкой пространства замечается два белых круглых тела *d*, лежащих над просвечивающими под ними половыми органами, безразлично — будут ли то яичники или семенники. Эти белые тела при ближайшем рассматривании оказываются круглыми пластинками из сильно утолщенного подкожного хитинового кутикулярного слоя. Когда половые железы вполне развиты, эти пластинки лежат как раз над их серединою. Я полагаю, что эти пластинки действительно служат для защиты половых желез от всякого давления, и основываю это предположение на том, что у всех брахиопод, у которых во внутренней лопасти мантии и в жабрах есть известковые отложения, половые железы обыкновенно прикрыты густою сетью звездчатых спикул, сливающихся между собою или в густую сеть, или в плотную пластинку; последнее, например, описано Лаказ-Дютье для *Thecidium*; а совершенно плотную сеть я встречал у *Megerlea*, *Morrisia*, *Kraussia* и частую массу звездчатых спикул — у *Terebratulina* и *Terebratula*. У *Argiope* нет в руках и в мантии известковых спикул, а поддерживаются эти органы сильно развитым подкожным (хитиновым) кутикулярным слоем, который и

утолщается в виде особой пластинки над половыми железами.

Первая *Argiope*, которую я получил, была самка, и, когда я увидел на ее красном яичнике белое круглое пятно, я думал, что это приемник семени, и немало удивился, открыв, что это простое кутикулярное утолщение, опализирующее слегка, вроде жемчуга. Долго мне не удавалось придумать значение этого бросающегося в глаза тела, пока я, познакомившись поближе с анатомией других брахиопод, не пришел к мысли, что это род предохранительной пластинки.

На приведенном рисунке с одной стороны вырисованы жаберные нити, с другой, правой, указаны только их основания, чтобы можно было яснее видеть кожистую складку *c*, хитиновую пластинку *d* и яичники.

У точки *o*, в самой центральной части всего жаберного аппарата, лежит щелевидное ротовое отверстие, ведущее в широкий пищепровод; пищепровод переходит непосредственно в желудок *m*, который опять, без резкой границы, продолжается в кишку, оканчивающуюся слепо между мышцами.

В желудок, в верхней его части, впадают две лопастные железы *f*, так называемая печень. Количество лопастей печени и величина их очень непостоянны: иногда у большой брахиоподы они сравнительно очень малы; у другой, напротив, выполняют все пространство под жаберным аппаратом. Все лопасти печени с каждой стороны сливаются в один общий проток, который и открывается в желудок. Что касается гистологического строения пищеварительного канала и печеночных лопастей, то внутренний эпителий пищеварительной трубки состоит из весьма удлиненных, узких цилиндрических клеток, покрытых мерцательными ресничками. Эпителиальные клетки печеночных прибавков не имеют мерцательных ресничек, но наполнены множеством жировых печеночных капелек, которые скопляются в выводном протоке и изливаются в желудок. Части пищи никогда не попадают в печеночные лопасти. Сверх эпителия лежит слой соединительной ткани, окруженный снаружи

брыжейкой, которой он и прикреплен к спинной, а своею заднею частью и к брюшной раковине. Тонкий слой брыжейки тянется также и на печень.

Мышцы при том положении, при котором сделан рисунок, трудно было представить, и мы приводим только большую мышцу стебелька *ms*, идущую от брюшной раковины, и, кажущихся здесь слитыми в одну, обоих замыкателей *z*.

Половые железы представляются в виде двух овальных яичников *ov*, лежащих в передней спинной лопасти мантии, в ее спинной части, т. е. между концами печеночных лопастей и внутренней стенкой мантии. Яичники, так же как и семенники, прикреплены мезентериальной оболочкой к верхней и нижней стенкам полости тела, точно так же как и пищеварительный канал. Разрастаясь, икра или семя сильно надувают окружающую их брыжейку и, когда последняя лопается, падают в полость тела, откуда через особые яйцеводы *ovd* ведутся наружу. Что касается строения этих каналов, то они уже давно точно описаны Гексли, Ганкоком (Hancock) и Лаказ-Дютье для *Thecidium* и состоят из центральной, покрытой мерцательными ресничками воронки, открывающейся непосредственно в полость тела, откуда в нее и попадают половые продукты и ведутся дальше по трубчатой части. У самцов они непосредственно открываются наружу, у самок — в два особые мешка, зародышевые мешки, в которых икра остается до тех пор, пока из нее не разовьются личинки. Эти яйцеводы по форме, строению и положению совершенно соответствуют сегментарным органам щетиноногих червей. Что касается зародышевых мешков *Argiope*, то их можно, мне кажется, рассматривать за простую складку мантии.

Этим кратким анатомическим очерком *Argiope* я считаю возможным покуда ограничиться, но не оставляю надежды представить вскоре вниманию читателей и более подробную анатомию как этой, так и некоторых других, еще мало исследованных брахиопод.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ *THECIDIUM MEDITERANEUM*

Об истории развития *Thecidium mediteraneum* мы имеем указание Лаказ-Дютье.* Это до сих пор единственное, более подробное описание первых стадий развития брахиопод было, конечно, весьма драгоценно как указывающее общую форму личинки хоть одной брахиоподы. Как ни поверхностны наблюдения французского ученого относительно эмбриологии *Thecidium*, все же ими было доказано, что между личинками этой брахиоподы и личинками других моллюсков нет никакого сходства.

Лаказ-Дютье подробно описал зародышевый мешок и прикрепление зародышей к двум, отогнутым кзади и входящим передними концами в мешок жабрам, и этого вопроса мне, следовательно, касаться нечего. У *Argiope* мы видели уже существование двух подобных же мешков, но там зародыши прикреплялись непосредственно к их железистым стенкам. Из различных стадий развития Лаказ-Дютье описывает только три: яйцо после сегментации, состоящее из более крупных центральных шаров, или клеток, и из мелких периферических, затем зародыша из двух сегментов и, наконец, личинку. С описанием этих стадий я не могу вполне согласиться; в соответственных местах я укажу на то, в чем я не согласен с Лаказ-Дютье.

Описание развития *Thecidium*, так же как и *Argiope*, я подразделяю на два периода, причем в первом рассмотрю образование личинки, начиная с первых стадий сегментации яйца, а во втором опишу превращение личинки в сидящую брахиоподу и несколько молодых *Thecidium*.

Первый период развития

Лаказ-Дютье совершенно не видел сегментации и высказывает по этому поводу предположение, что сегментация может

* Lacaze-Duthiers. Histoire de la Thecidie. Ann. d. Sci. Natur., 4-me sér., v. XV, p. 259.

происходить или в полости тела, или во время прохода яиц по яйцеводам. Он даже склоняется в пользу возможности сегментации еще в яичнике, так как ему попадались яйца с двумя ядрами; вследствие этого он оставляет вопрос нерешенным, на какой стадии яйцо попадает в зародышевый мешок и прикрепляется к жабрам. Мне никогда не случалось встречать в яичнике яиц с двумя ядрами, хотя я на это, вследствие указания Лаказ-Дютье, обращал особенное внимание; первые стадии сегментации я наблюдал на яйцах, уже прикрепленных в жабрах. Так как мне попадались *Thecidium*, у которых вся икра была подразделена на два и на четыре сегментационных шара, то я и полагаю, что яйца еще до сегментации попадают в зародышевый мешок и что только здесь начинается развитие, и, вероятно, тут же происходит и оплодотворение.

В одной *Thecidium* я нашел все яйца в зародышевом мешке подразделенными на два сегментационных шара; одним из шаров они были прикреплены к жировой массе жабры. Между ними несколько икринок были подразделены уже на четыре шара. В другой раз мне попалась *Thecidium*, в которой большинство яиц было подразделено на четыре сегментационных шара и только несколько оставались еще разделенными на два. Затем я наблюдал несколько *Thecidium*, у которых вся икра была подразделена на восемь сегментационных шаров. Далее мне попалась стадия с 16 сегментационными шарами, по восемь с каждой стороны (рис. 3). На этой стадии в каждом сегментационном шаре ядро было ясно видно. За дальнейшими степенями дробления я не следил подробно, но сравнительно не очень удаленная стадия приведена у меня на рис. 4. Яйцо имело овальную, несколько удлиненную форму и было немного сплющено; через это яйцо я сделал ряд продольных разрезов, из которых один представлен на рис. 5 На последнем мы видим, что клетки расположены покуда в один ряд вокруг весьма незначительно развитой центральной щели. Клетки еще очень велики, и в каждой видно ядро и ядрышко. Очень возможно, что на свежих яйцах щель, отделяющая клетки

одной половины яйца от другой, больше и что она сжимается при скреплении и обрабатывании яиц разными реактивами.

Несколько позднейшая стадия приведена мною на рис. 6; уже при просматривании с поверхности просветленного яйца замечается, что клетки, образующие его стенки, далеко меньше клеток, представленных на рис. 5, и затем под клетками заметна довольно ясно очерченная полость, в которой неправильно, в различных местах, рассеяны клетки. Из этого яйца были тоже приготовлены разрезы, из которых один представлен на рис. 7. На этом рисунке мы видим, что поверхность зародыша состоит из одного ряда зародышевых, довольно различной величины, клеток, ограничивающих довольно широкую полость. Эту полость я считаю соответствующей щели на стадии рис. 5 и, следовательно, морфологически соответствующей сегментационной полости. В этой полости в различных местах рассеяны клетки, которые в одном месте соединяются в более плотную группу *d*. Происхождение этих клеток мне уяснить не удалось, хотя вряд ли может подлежать сомнению, что они отделяются от клеток, образующих наружные стенки. На разрезах, однако, попадались иногда клетки, которые, как будто выходя из общего ряда наружных клеток, внедрялись в середину. Две такие клетки представлены мною на рис. 7 под буквами *a* и *b*. На дальнейших стадиях замечается, что количество клеток, лежащих в общей серединной полости, все больше и больше увеличивается, до тех пор, покуда они в виде массы плотно прилегающих друг к другу клеток не выполнят всего свободного пространства, и тогда зачаток состоит из еще однослойного наружного листа и массы клеток, выполняющих всю серединную часть.

При этом зародыш начинает терять свою плоскую и продолговатую форму и становится овальным или вообще подобным, напр., яйцу курицы, причем более тупым концом он прикреплен к жабре. Насколько я мог убедиться на разрезах этих стадий, можно было отличить только верхний лист и затем однообразную массу клеток, выполняющую всю среднюю часть

зародыша; иногда я видел по бокам этой массы как бы обособившиеся боковые части, но еще не с достаточною ясностью.

Следующая исследованная мною точнее стадия представлена на рис. 8; она отличается снаружи от предыдущей только тем, что верхний конец, т. е. тот, которым яйцо прикреплено к жабре, несколько сплющен и утолщен, а противоположный, т. е. свободный конец, напротив, несколько заострен. Эту стадию мне удалось исследовать довольно точно на поперечных разрезах, из которых рисунок одного и приведен мною на рис. 9. На этом разрезе мы видим с полною ясностью следующие части: *o* — верхний зародышевый лист, или верхний кожный покров зародыша, состоящий из одного или, может быть, двух рядов весьма узких клеток; ядра кажутся расположенными в два или иногда и три ряда. Затем внутри под верхним зародышевым листом мы отличаем центральную серединную трубку *d*, состоящую из наполненных жировыми каплями конических клеток, окружающих очень маленькую полость *dh*, и по бокам этой трубки по две клеточные пластинки *mh* и *df*, окружающие узкую щелевидную полость *lh*. Сравнивая этот разрез с разрезом соответствующей стадии у *Argiope* (табл. I, рис. 8), мы находим совершенно те же части и, следовательно, можем придать им и те же наименования, т. е. мы имеем на разрезе по середине кишечножелезистый лист, окружающий весьма незначительную полость кишечного зачатка, по бокам его обе пластинки среднего листа, из которых внутренняя *df*, т. е. прилегающая к кишечножелезистому листу, будет кишечно-волокнистою, а наружная *mh* мышечнокожною пластинкою среднего листа. Снаружи будет находиться верхний зародышевый лист.

Эта стадия зародыша *Thecidium* во всех существенных и главных чертах сходна со стадией *Argiope*, представленной на рис. 7. Несмотря на различие в первом эмбриональном развитии *Argiope* и *Thecidium*, зародыши их на этой стадии имеют совершенно сходное строение, и различие сводится главным образом на различие в объеме как всего тела, так и отдельных

элементов. Клетки кишечножелезистого листа зародыша *Thecidium* до того переполнены жировыми каплями, что ядра обыкновенно невозможно открыть; в клетках среднего листа тоже очень много жировых капель, которые значительно затемняют препарат и делают очень трудным точное описание расположения клеток. Насколько я мог уяснить себе эти отношения, клетки в пластинках среднего листа были расположены в два слоя, как это представлено на рис. 9. До этой стадии шли собственно процессы чисто эмбриональные, образование зародышевых листов, т. е. зачатков различных органов, теперь же начинается развитие самой личинки из уже готовых зачатков, а поэтому и изменения происходят главным образом в наружной форме тела; эти изменения в главных чертах сходны с тем, что мы уже видели у *Argiope* с некоторыми впрочем особенностями.

Переходя теперь к развитию личинки, я опишу первоначально те изменения, которые видны при рассматривании личинок снаружи, а затем обращусь к разрезам, которые укажут нам подробности этих изменений. За стадию, непосредственно следующую за представленною на рис. 8, я считаю зародыша, которого тело подразделено круговой перетяжкой на две почти равные половины (рис. 10): одну переднюю, несколько бóльшую, которою зародыш прикреплен к жабре, и другую хвостовую. На передней, немного более широкой части заметно с одной стороны довольно большое углубление *a*, значение и судьба которого остались для меня совершенно темными; задняя половина зародыша закруглена. На свежем зародыше снаружи не просвечивает решительно никаких органов; на обработанных же и просветленных препаратах видны две боковые полоски *mm*, очевидно соответствующие среднему листу. Поперечные разрезы этого зародыша совершенно сходны с поперечными разрезами зародыша предыдущей стадии, так что я счел за лишнее приводить новый рисунок.

Зародыш этой стадии, вероятно, соответствует тому, которого описал Лаказ-Дютье, как самый молодой, который ему

попадался; он представлен французским ученым на рис. 3 его табл. V и в сущности отличается от приводимого мною только большею закругленностью частей и особыми светлыми полосами *e*, *s*, *i* как на переднем, так и заднем сегменте. Я этих светлых полос не видел, а действительно встречал несколько измененные и совершенно светлые клетки в тех местах, которыми зародыш прикреплен к жабре.

Несколько более развитой зародыш, представленный мною на рис. 11, состоит уже из трех колец, т. е. головного, туловищного и хвостового, и вокруг туловищного кольца заметен небольшой круговой валик, выступающий несколько больше на спинной стороне зародыша. На продольном разрезе (рис. 12) оказывается, что этот круговой валик есть простая складка кожи, выступающая несколько больше на спинной стороне зародыша (рис. 12, *m*). Эта стадия попадалась очень редко, и притом при вынимании зародышей из зародышевой камеры они сильно мялись (что впрочем часто случается и с другими стадиями); я долго принимал зародышей этой стадии за уродливые формы, обусловленные сильным сдавливанием при вынимании; но, когда я ближе изучил следующую стадию, я пришел к заключению, что стадия рис. 11 нормальна и представляет просто первое развитие мантии.

Зародыш следующей стадии (рис. 13) попадался сравнительно очень часто; рассматриваемый сверху, он состоит из трех резко друг от друга обособленных колец. Передним, наиболее широким он прикреплен к жабре. Из его внутренних органов на живых зародышах ничего отличить нельзя, на просветленных же видна средняя жировая масса, зачаток кишки и обе боковые пластинки среднего листа. Мне удалось сделать продольный разрез через зародыша этой стадии; на рис. 15 я привожу рисунок разреза, идущего по серединной линии. Мы отличаем на нем те три кольца, которые еще резче обозначены при рассматривании сверху на рис. 13; на этом разрезе мы видим, что верхний лист состоит в некоторых местах из нескольких родов клеток и на брюшной и спинной сторонах

образует две складки. Особенно сильное утолщение верхнего листа замечается в заднем сегменте, который весь состоит из клеток этого листа, расположенных снаружи в один ряд цилиндрических поверхностных эпителиальных клеток и в два или три ряда лежащих глубже кругловатых клеток с большими ядрами.

Что касается складки кожи туловищного сегмента, представляющей мантию, то на спинной стороне складка *m* очень велика, покрывает весь туловищный сегмент и так плотно прилегает к нему, что ее снаружи никак нельзя отличить; на брюшной стороне она (*m'*) очень мала. Эта складка представляет простой выступ кожи и состоит из двух слоев клеток, непосредственно переходящих друг в друга. Относительное положение клеток весьма ясно видно в спинной части мантии; наружный слой состоит из довольно плоских эпителиальных клеток, внутренний же — из довольно длинных цилиндрических; как в тех, так и в других клетках весьма ясно видно и ядро и ядрышко. В нижних концах внутренних клеток мантии замечается в каждой клетке по четыре или пяти светлых, сильно преломляющих свет зернышек, которые образуют как бы полоску *c* вдоль всей нижней поверхности мантии. Слой кожи, *h*, лежащий под мантиею, тоже состоит из таких же длинных цилиндрических клеток, как и нижняя стенка мантии, и в поверхностных частях этих клеток тоже уже заметны светлые зернышки. Как мы увидим дальше, эти скопления зернышек впоследствии сливаются между собою и образуют хитиновую пластинку — первую раковину молодой *Thecidium*.

На верхнем конце зародыша, у *s*, мы видим несколько клеток верхнего листа, более светлых, и несколько больших, участвующих в образовании стебелька, которым зародыш прикреплен к жабре. Вся внутренняя часть зародыша выполнена жировыми клетками, и на разрезе, с которого делался рисунок, полости не видать. Поперечные разрезы через эту стадию, если они проходили через головной сегмент, представляли почти совершенно то же, что мы видели на рис. 9; на

разрезах через туловищный сегмент к этому присоединялся еще разрез мантии, которая в гистологическом отношении и на поперечном разрезе имела тот же вид, как и на продольном. Мерцательных ресничек еще нигде на зародыше нет.

Между этой стадией и вполне развитой личинкою переход уже совершенно незначителен, различие заключается только в том, что на головном кольце обособляется несколько четырехугольная голова, и появляются мерцательные реснички на головном и хвостовом сегментах. Личинка *Thecidium*, вынутая из зародышевого мешка, обыкновенно сильно стягивается и сокращается, плавает стянувшись и только весьма редко вытягивается совершенно в длину. На рис. 16 я представил такую, сильно вытянувшуюся, свободно плавающую личинку. На ней мы отличаем голову, довольно закругленную, с четырьмя точечными глазами; голова и весь головной сегмент покрыты мерцательными ресничками. Туловищный сегмент *c* резко обособлен от переднего и заднего, совершенно закруглен, несколько выдается над поверхностью переднего сегмента и никогда не бывает покрыт мерцательными ресничками, как это неправильно рисует Лаказ-Дютье. Задний, или хвостовой, сегмент далеко меньше двух предыдущих и, смотря по степени своего сокращения, принимает весьма различную форму. Он покрыт ресничками.

В этом совершенно вытянувшемся виде личинка попадается очень редко, обыкновенно же она сильно стянута и притом так, что хвостовой сегмент на брюшной стороне сильно приближается к головному, а у вполне стянувшихся личинок и совершенно соприкасается с ним. На рис. 17 и 18 я привел рисунки двух личинок в стянувшемся состоянии, как они иногда сохраняются после обрабатывания их хромовой кислотой. Рассматривая личинку со спинной стороны, мы видим среднюю часть сильно выпуклой и значительно выдающейся над хвостовым и головным сегментами, загнутыми довольно сильно книзу, так что голова едва видна. На рис. 18 представлена та же личинка снизу. Здесь мы видим, что мантия представляет очень неболь-

шую складку и прикрыта значительно выдающимся книзу отростком головного сегмента. Лаказ-Дютье на своем рис. 8 табл. V представил зародыша в том же положении и, в сущности, наши рисунки сходны, у него только конец головного сегмента как бы сливается с туловищным, тогда как на моем он резко отграничен. Голова находится почти вся на брюшной стороне, имеет четырехугольную форму и снабжена четырьмя глазными точками. Задний, или хвостовой, сегмент имеет небольшое углубление на конце и действительно напоминает присасывательную бородавку, как это совершенно справедливо заметил и Лаказ-Дютье.

Мною было произведено довольно много разрезов через тело личинки, но я их, к сожалению, не срисовал на месте, а сохранил в дамар-лаке, в котором они до того испортились, что перерисовывать здесь, на месте, оказалось невозможным; поэтому я должен ограничиться только описанием продольного разреза, который мне удалось приготовить уже в Киеве из случайно сохранившихся в хромовой кислоте нескольких личинок. Препарат вышел необыкновенно ясный и резкий, и на рис. 19 представлена с него точная копия.

На головном сегменте верхний лист состоит из очень узких длинных клеток с стенкоположными ядрами и только в нижнем углу головной лопасти видны довольно большие клетки, лежащие под наружным эпителием, и, очевидно, происшедшие от него. Собственно голова представляет простое утолщение верхнего листа.

Хвостовой сегмент представляет довольно простое строение и состоит из одного ряда наружных, цилиндрических, покрытых мерцательными ресничками клеток и подкожного слоя, состоящего из больших клеточных ядер и довольно светлой протоплазмы, в которой границы отдельных клеток или видны очень слабо, или совершенно незаметны. Туловищный сегмент покрыт складкой мантии, гистологическое строение которой совершенно сходно с тем, что мы уже описали выше, с той только разницей, что в периферических концах цилиндрических

клеток мантии образовалось большое количество зернистого вещества, сливающегося в нечто вроде перепонки; такое же отложение замечается и в клетках собственно кожи, покрытых мантией, *hc*. Что касается кишечного зачатка, то он отграничивает довольно большую полость и стенки его состоят из рассеянных клеточных ядер, окруженных каждое довольно большим количеством жировых шариков. Средний лист на серединном продольном разрезе не виден, но обыкновенно попадаются зачатки двух мышечных пучков, *m* и *m'*: одного, *m*, начинающегося от верхнего конца хвостового сегмента, и другого, *m'*, идущего от нижней средней части головного сегмента. Возможно, что это концы и одного пучка. Мне не удалось выяснить мышечную систему личинки *Thecidium*; личинка до того непрозрачна, что даже при сильном придавливании почти ничего нельзя было видеть; вдобавок все ткани до того переполнены жировыми желточными тельцами, что на разрезах нельзя или очень трудно отличить разрезы мышечных волокон. Что мышечная система личинки сильно развита, это не подлежит сомнению, стоит только посмотреть на разнообразные изгибания их тела.

Особенно сильные сокращения тела происходят на брюшной стороне, на это уже указывал Лаказ-Дютье. Личинка может совершенно перегнуться, так что головной конец дотрагивается до хвостового. Почти так же сильны сгибания в правую и левую стороны, кроме того, личинка может совершенно самостоятельно вертеть в ту и другую сторону и сгибать несколько головной сегмент.

У личинок *Argiope* мы видели, что они постоянно сокращают свою мантию, что мантия их составляет наиболее подвижной орган, у личинок же *Thecidium*, совершенно напротив, мантия совершенно неподвижна, и при рассматривании снаружи никак нельзя предположить, что стенки среднего кольца покрыты сверху складкой кожи. Так, Лаказ-Дютье, весьма верно описавший наружный вид личинки *Thecidium*, совершенно не заметил мантию, и даже я, уже знакомый со строе-

нием личинки *Argiope*, с ее мантией и превращением, долго не мог открыть мантию у *Thecidium*. Первоначально мне никак не удавались продольные разрезы, на поперечных же, встречая на спине какое-то подкожное образование с хитином, я совершенно терялся и никак не мог себе уяснить строение личинки, и только удавшиеся, наконец, продольные разрезы указали мне, что я тут имею дело с плотно прилегающей к кольцу складкой мантии. Мантия *Thecidium* представляет простую круговую складку кожи туловищного сегмента, складку, сильно развитую на спинной стороне личинки и слабо на брюшной. Эта круговая складка не может быть подразделяема на спинную и брюшную, как у *Argiope*, а должна быть рассматриваема как непрерывная одиночная складка с бóльшим развитием на спинной и с меньшим — на брюшной стороне. Мне кажется, что собственно мантия дает только одну верхнюю раковину *Thecidium*.

Что касается теперь приемов и образа жизни личинок *Thecidium*, то мне ни разу не удалось дождаться, чтобы они сами выплыли из зародышевого мешка; напротив, всегда приходилось их вынимать и отрывать от жабр, т. е. получать не вполне созревших личинок; только один раз во вскрытой мною *Thecidium* я нашел около 10 личинок между жаберными нитями матери. Личинки эти были довольно прозрачны, и многие из них превратились. На них я имел случай наблюдать непосредственно ход превращения. Несмотря на то, что я некоторых самок *Thecidium* держал по две и по три недели, аккуратно переменяя воду, я никогда не видел, чтобы личинки выплывали сами; напротив того, у таких *Thecidium*, которые долго жили в стаканах, зародыши часто оказывались мертвыми и распадающимися, хотя мать еще и была жива. Это меня заставляет думать, что при ненормальных условиях, в которые помещается мать, развитие личинок или совершенно останавливается, или, напротив, идет регрессивно, и они умирают.

Тогда как личинки *Argiope* сами выплывают из тела матери и тут же вскоре и превращаются, личинки *Thecidium*,

вынимаемые из зародышевого мешка, превращаются весьма редко. Несмотря на все мои старания, я имел не более 15 превратившихся *Thecidium*, да и в этих немногочисленных случаях превращение происходило обыкновенно ночью, так что утром приходилось только констатировать факт превращения. Только некоторые из тех 10 личинок, которых я нашел между жабрами матери (следовательно, произвольно выплывших из зародышевого мешка и своевременно отделившихся от жирового бугорка жабр, к которому они прикреплены), превращались днем, так что я мог наблюдать весь ход превращения. Из 10 личинок 2 превратились ночью того же дня, другие 5 начали превращаться на другое утро, а 3 не превратились и умерли через несколько дней. Вообще я и для *Thecidium* заметил то же, что и для *Argiope*, что если личинки не превращались в тот же день или, много, на другой день, то они уже не превращались вовсе и мало-помалу умирали.

Личинки *Thecidium* превращались почти всегда на дне стакана и только очень немногие садились на его стенках; плавали они тоже по дну и никогда не поднимались до верхнего уровня воды в стаканах, в плоских же чашках, имевших не более одного или полутора дюйма глубины, они поднимались до поверхности. Вообще личинки *Thecidium* очень мало подвижны, обыкновенно сидят на дне, прикрепившись хвостовым сегментом, так что если их хочешь взять пипеткой, то приходится оторвать от дна; часто они пристают и к стенкам пипетки и тогда делают немало хлопот, покуда их оттуда добудешь. На поверхности моря они никогда мне не попадались, и по всей вероятности до нее никогда и не доплывают, несмотря на то, что *Thecidium* принадлежат к самым мелководным средиземноморским *Brachiopoda*.

В море личинки *Thecidium* прикрепляются вероятно сейчас же после выхода из тела матери. Я часто находил около одной взрослой *Thecidium* довольно большое количество молодых или на одной, или на близких стадиях развития. Этим объясняется то обстоятельство, что *Thecidium* живут груп-

пами, и на камне, величиной с кулак, иногда попадается до 40 и больше особей.

Переходя теперь к описанию превращения личинки, мы вместе с тем перейдем и ко второму периоду развития *Thecidium*.

Второй период развития

Наблюдать превращение личинки мне удалось всего один раз и именно на тех личинках, которых я нашел между жабрами их матери, уже вышедших из зародышевого мешка. К сожалению, как сама мать, так и личинки были сравнительно очень малы.

Сущность превращения совершенно одинакова с тем, что мы видели у *Argiope*; различия обусловливаются различиями в строении личинки, неподвижностью ее мантии, а также и тем, что *Thecidium* не имеет стебелька и прирастает своей нижней раковиной к подводным предметам. В чашках, в которых я держал личинок *Thecidium*, я обыкновенно укладывал дно часовыми, объектными и покровными стеклами, чтобы иметь возможность просматривать прикрепляющуюся брахиоподу с обеих сторон. К сожалению, однако, большинство личинок все-таки находили щели между стеклами и прикреплялись ко дну стаканов или в самых углах. Превращение начинается собственно с того, что кутикулярное отложение раковины под мантийною складкой начинает значительно усиливаться, вследствие чего и мантия особенно сильно разбухает в задней части тела. Одновременно с этим или обыкновенно и раньше личинка плотно пристает к стеклу хвостовым кольцом. Вероятно из клеток последнего выделяется также какое-либо липкое вещество вроде того, как мы это видели у *Argiope*.

На рис. 20 и 21 представлена превращающаяся личинка *Thecidium* сверху и снизу. На рис. 20 мы видим личинку сверху; хвостового сегмента совершенно не видно из-за сильно разбухшей мантии. Вдоль заднего края туловищного сегмента просвечивает темная полоса, которая при ближайшем

рассматривании оказывается состоящею из одной более внутренней *i* и другой более наружной пластинки *o* и затем светлого, разделяющего их щелевидного пространства. Пластинка *i* принадлежит, очевидно, к кутикулярным образованиям, отлагающимся в верхних клетках туловищного сегмента, а пластинка *o* отлагается нижними клетками мантии. В более зачаточном состоянии мы видели образование этих пластинок еще у свободно плавающей личинки, на продольном разрезе рис. 19, *i* и *o*. Отложения раковины оканчиваются у самой наружной стенки хвостового кольца и дальше на брюшную сторону не распространяются. Кроме того, на разрезах вполне зрелых личинок я никогда не видал образования кутикулярных отложений на той части мантии, которая находится на брюшной стороне личинки, а напротив, отложение раковины ограничивалось всегда спинными и боковыми частями мантии.

Головной сегмент тоже кажется значительно стянувшимся и закругленным на углах; на голове, ясно обособленной, видны были два глаза; мерцательные реснички находились в постоянном, но весьма медленном колебательном движении. Личинка сидела совершенно неподвижно и не делала никаких движений или сокращений.

На рис. 21 представлена та же личинка, рассматриваемая снизу. Посередине бросается прежде всего в глаза сердцевидная или треугольная пластинка *s*: это задний хвостовой сегмент, которым личинка прикрепилась к стеклу; он совершенно сплющивается и снизу видны его эпителиальные клетки тоже совершенно плоские. Кзади и кверху от него лежит туловищный сегмент с мантией, но темные полосы в нем распадаются на правую и левую, переходящие друг в друга у точки *m* при посредстве тонкой нити. Задняя и нижняя части головного сегмента покрыты снизу хвостовым, который уже значительно передвинулся кпереди. Головной сегмент и голова видны и снизу, но глаз на голове я не заметил.

Немного спустя та же личинка, уже несколько более развившаяся, была подвергнута новому исследованию и пред-

ставлена на рис. 22 и 23. Здесь развитие раковины достигло далеко большей степени, и хотя хитиновая пластинка находится еще в таком же положении, как и у личинки, т. е., что она еще не перевернулась и покрыта сверху эпителием мантии, однако она сильно выпукла и значительно выдается наружу. Эту хитиновую пластинку мы можем теперь уже назвать верхней раковиной, хотя она окружена кругом и сверху клеточным слоем, который особенно широк у заднего края; сильно развившаяся раковина уже значительно приподняла складку мантии, но еще не настолько разрослась, чтобы окончательно ее перевернуть на голову и привести ее в то положение, в котором она находится у взрослой брахиоподы. Головной сегмент и голова сохраняют свое нормальное, как у личинки, строение, по крайней мере судя по наружному виду. Рассматривая ту же превращающуюся личинку снизу, мы замечаем, что хвостовой сегмент, которым личинка пристала к стеклу, распался теперь как бы на две части, на одну центральную, более темную, и другую периферическую, разрастающуюся в ширину; голова снизу как бы совершенно скрыта головным сегментом.

Непосредственно следующей стадии на той же личинке мне наблюдать не удалось, но несколько дней спустя у меня начала превращаться другая личинка *Thecidium*, с которой я и привожу рисунок. На рис. 24 мы встречаем личинку *Thecidium*, у которой разросшаяся сильно раковина уже перевернула клеточные слои мантии, или собственно мантию, книзу, а сама лежит теперь снаружи, т. е. в таком уже положении, в каком мы ее находим у взрослой брахиоподы, где, как известно, раковина покрывает клеточные слои мантии. В самой раковине можно отличить ясно две части, или две половины, отделенные друг от друга резкой чертой *a*; эта черта, я полагаю, будет задней пограничной линией между верхней и нижней раковинами. Часть раковины, лежащая кпереди от черты *a*, будет верхней раковиной, а часть, лежащая кзади от черты *a*, верхним задним краем нижней раковины. Головной сегмент и голова

сохраняют еще довольно долго то же положение, как мы это видели и на предыдущей стадии превращения.

Этими немногими данными ограничивается то, что мне удалось наблюдать над самым ходом превращения, и, конечно, я сам, больше всякого другого, сознаю значительную неполноту этих данных. Объекты до того неудобны для наблюдения, личинки темны, не прозрачны и не поддаются действию просветляющих веществ, а превращение до крайности редко и притом почти всегда происходит ночью, так что обыкновенно приходилось только констатировать совершившийся факт. Но во всяком случае уже и тех немногих данных, которые мы теперь имеем, о ходе превращения совершенно достаточно, чтобы принять, что сущность всего процесса совершенно сходна с тем, что мы видели у *Argiope*; отличия от процесса превращения *Argiope* заключаются главным образом в том, что мантия не сразу переворачивается на голову, а постепенно, по мере разрастания и уплотнения раковины, так что сам процесс переворачивания мантии является простым продуктом роста, как бы отложения и уплотнения хитинового вещества раковины. Это обстоятельство объясняется тем, что мантия *Thecidium* совершенно неподвижна и не содержит в себе мышечных волокон, тогда как у личинки *Argiope* мантия представляет самый чувствительный и самый подвижный орган, на котором прежде всего выражаются все движения личинки. Переменяет ли личинка *Argiope* направления во время плавания, встречается ли она с препятствием, — все это сейчас же отражается на мантии. У личинок же *Thecidium*, напротив, мантия совершенно неподвижна, и даже ее существование узнается только после внимательных расследований.

Но кроме этих второстепенных различий, важным является только то обстоятельство, что мы имеем собственно лишь одну вполне развитую спинную лопасть мантии, тогда как брюшная лопасть остается маленькой складкой кожи, представляющей только простое продолжение спинной лопасти, и затем лишь небольшая часть нижней раковины отлагается собственно

мантией, в образовании ее большей половины участвуют непосредственно и накожные покровы хвостового кольца. Вопрос об образовании нижней раковины я считаю далеко нерешенным и моим наблюдениям над этим процессом не придаю окончательного значения. Я описываю образование раковины, как оно мне представлялось с поверхности. Разрезов же или вообще более подробных обследований мне здесь не удалось произвести вследствие недостатка в материале.

Переходя теперь к описанию молодой *Thecidium* непосредственно после превращения, я опишу формы, которые для меня во многих отношениях совершенно неясны, так что я считаю нужным просто ограничиться описанием различных стадий, без указания их перехода от одной к другой. Прежде всего я опишу то немногое, что мне удалось видеть на молодых *Thecidium*, превратившихся у меня в стаканах, а затем — несколько молодых стадий *Thecidium*, найденных мною на камнях, рядом со взрослыми. На рис. 25 и 26 представлена одна и та же молодая *Thecidium*, срисованная на рис. 25 со спинной, а на 26 — с брюшной стороны. На рис. 25 нам прежде всего представляется спинная раковина *o*, покрывающая переднюю часть животного и сочленяющаяся сзади с довольно широким выступом нижней раковины *u*. Отношение спинной раковины, насколько оно видно снаружи, к брюшной у этой молодой стадии совершенно сходно с тем, что мы видим у взрослых форм. Раковины еще совершенно нежные, хитиновые. Непосредственно под верхнею раковиною мы различаем вдоль ее наружного края как бы каемку из уплотненной части мантии; подобная каемка встречается, как известно, и у всех взрослых брахиопод и часто снабжена еще разными своеобразными органами. Затем, кнутри от этого утолщенного края мантии, идет совершенно однообразная и тонкая ее часть, прерванная посередине более темным утолщенным кольцом *s*; это кольцо довольно темное, наполненное жировыми и желточными шариками, более всего выражено в передней части и постепенно суживается кзади, где совершенно теряется на границе

сочленения спинной и брюшной раковин. При опускании фокуса микроскопа несколько глубже замечались довольно круглые контуры головного сегмента, окружавшие лежащий внутри сердцевидный зачаток пищеварительного канала. Головы собственно на этой *Thecidium* я не видал и полагаю, что она прикрыта сверху головным сегментом. По бокам, с обеих сторон, просвечивали мышцы *sm*, идущие от заднего конца утолщенной пластинки к нижней раковине; это, очевидно, столь сильно развитые у *Thecidium* наружные замыкатели. Других мышц я не мог заметить на живой особи. Из нижней раковины виден задний ее край и небольшие его продолжения кпереди.

Так как эта *Thecidium* прикрепилась к объектному стеклу, то я мог рассмотреть ее и снизу. Рисунок того, что видно снизу, приведен мною также, хотя он мне и остался весьма неясным. Нижняя раковина *u* мне казалась совершенно гладкою, круглою хитиновою пластинкою, покрывающею совершенно однообразным слоем все то пространство, на котором сидит молодая *Thecidium*.

Несколько отступя от края, видна черта *o*, не доходящая до заднего края нижней раковины и, очевидно, соответствующая просвечивающему здесь краю верхней раковины; дальше, кнутри от этой черты, тянутся две параллельные круглые полоски *s*, *s*, более широкие у заднего края раковины и здесь друг от друга несколько более удаленные. Затем по самой середине видна круглая темная масса, строение которой я рассмотреть не мог, но внутри которой были видны контуры трехлопастного темного зачатка, очевидно, зачатка пищеварительного канала.

Эти превратившиеся в стаканах тецидии жили довольно долго при внимательном уходе, т. е. при частой перемене воды и надзоре за тем, чтобы на их поверхности не вырастали паразиты, но редко развивались дальше и в большинстве случаев погибали, не давая мне случая наблюдать появление новых органов. Одна из личинок, превратившихся 19 мая, по прошествии недели начала несколько изменяться, и затем в ее

раковине появились даже зачатки известковых отложений, ее внутренние органы приняли несколько более определенные очертания, и я сделал с нее рисунок (рис. 27). Она прожила у меня еще до 13 июня, т. е. в течение 25 дней, но дальше не только не развивалась, но даже, напротив, головной сегмент ее значительно уменьшился, так что я ее положил в спирт. Эта *Thecidium* срисована сверху на рис. 27, и, сравнивая ее с представленной на рис. 25, мы не замечаем значительного отличия; отношение верхней раковины к нижней осталось почти тем же; в верхней раковине появляются уже известковые отложения, служащие первоначально для образования того аппарата, на котором поднимается и опускается верхняя раковина. Эти известковые части состоят в спинной раковине из небольшой пластинки *a*, от которой кпереди и кзади идут два более или менее заостряющихся отростка *b* и *b'*. В нижней раковине заметны известковые пластинки *cc*, образующие зубец, на котором поднимается верхняя раковина, и более широкая пластинка, на которой этот зубец укреплен.

Остальная часть раковины хитиновая, и вдоль ее края заметна двойная утолщенная полоса мантии; внутренняя полоска, повидимому, непосредственно переходит в наружные покровы головного сегмента. Головной сегмент теперь совершенно ясно виден, точно так же как и совершенно ясно обособленная голова, на которой я, впрочем, не заметил глазных пигментных пятен. Из внутренних органов видны: трехлопастной зачаток пищеварительного канала, оба замыкателя и по бокам пищеварительного канала небольшая продолговатая полость, окруженная обеими пластинками среднего листа, из которых наружная, кажется, переходит у *e* во внутреннее круговое утолщение мантии.

Теперь я перейду к описанию молодых *Thecidium*, которые мне попадались на камнях.

Самая молодая из попавшихся мне при этих условиях представлена на рис. 28, срисованная сверху с обработанного

хромовою кислотою и затем просветленного сначала глицерином, а затем креозотом препарата. Первоначально, при просветлении глицерином, я видел только пять пар зачаточных жаберных бугорков и предполагал поэтому, что самая молодая *Thecidium* имеет стадию с десятью жабрами, как я это и высказал в своем предварительном сообщении, но затем, после просветления препарата креозотом, я нашел указание на присутствие зачатков еще двух жабр, что свело бы количество первоначальных жабр на двенадцать.

Снаружи молодая *Thecidium* мало отличается от превратившихся в стаканах. Средняя часть тела окрашена в розоватый цвет, к краям же окраска становится все бледнее; из внутренних органов ничего не было видно, так как *Thecidium* была прикреплена на камне. Положив ее вместе с кусочком камня, на котором она сидела, в хромовую кислоту, я затем, когда часть раковины и камня растворилась, мог снять ее и просматривать. Чтобы иметь возможность точнее и при разных условиях исследовать единственную, полученную мною столь молодую стадию, я ее долго хранил в глицерине, который просветляет относительно слабо, и только впоследствии, когда мне уже окончательно не удалось отыскать других таких же стадий, я обратился к более энергическому просветляющему средству. Окончательный рисунок сделан по этому последнему препарату, хотя все же в нем весьма многое осталось для меня непонятным. Посередине мы видим пищеварительный канал, начинающийся пищепроводом *oe*, ведущим в желудок с еще неотделившимися в данном случае печеночными лопастями. Пищепровод лежит в небольшом выступе *k*, который мне показался остатком головы. По бокам ее видны два сильно развитых конических тела *n*, которые своими верхними, загнутыми несколько кнутри концами сходятся на серединной линии между двумя передними жабрами; между верхними концами этих тел и головою существует небольшая полулунная щель.

Эти органы, т. е. остаток головы, боковые тела *n* и верхняя часть желудка занимают все среднее пространство между

вырастающими кружком жабрами. Что касается последних, то они помещаются на несколько утолщенном кружке мантии, который состоит из двух слоев, именно из утолщенной части внутреннего эпителиального покрова мантии и из утолщенного слоя клеток среднего листа. Этот кружок, и именно его внутренняя часть, ясно виден у *a* и продолжается по бокам в утолщение мантии, лежащей у основания жабр; от задней средней части этого кружка идут два выступа *bb*, которые, мне кажется, еще не выдаются наружу, но лежат еще под кожею. Затем на боковых половинах этого кружка помещаются по пяти жаберных бугорков с каждой стороны. Каждый из этих бугорков состоит из наружного цилиндрического слоя и внутренней клеточной оболочки. При дальнейшем росте жабр наружный слой остается, очевидно, наружным покровом, тогда как внутренний, вероятно, дает внутренний кутикулярный остов жабры, а может быть, участвует и в образовании мышц. Что касается остальных частей тела, то, во-первых, мантия снабжена утолщенным кругом, значительно отстоящим на обработанных, конечно, реактивами экземплярах от края раковины; из мышц ясно видны три пары и заметен зачаток четвертой пары. По бокам особенно ясно выступают два головных наружных замыкателя *z* и затем, более кнутри, — два внутренних замыкателя *z'*. Из отмыкателей вполне развит только наружный *o*, тогда как внутренний *o'* состоит покуда только из нескольких волокон. Мышечная система молодой *Thecidium* значительно проще, чем у *Argiope*, так как тут не существует мышц стебелька.

Прежде чем перейти к описанию следующего препарата, я считаю нужным оговорить, что обе жабры *bb* при первом взгляде на рис. 28 кажутся просто лежащими на противоположной стороне пищеварительного канала. Но, перевернув препарат на другую сторону, я их находил опять-таки совершенно такими же и еще не выдающимися над поверхностью мантии, так что это заставляет меня рассматривать их как еще подкожные зачатки. Понятно, однако, что решить окончательно

этот вопрос по исследованию одного препарата еще нельзя, но во всяком случае одно остается очевидным, — что мы имеем здесь дело с молодой *Thecidium*, у которой находятся зачатки 12 жабр, и вопрос остается только в том, выдаются ли две жабры *bb* над поверхностью мантии или нет. Непосредственно следующей стадии с вполне ясными 12 жабрами мне не удалось отыскать, но мне попался опять-таки один экземпляр молодой *Thecidium* с 14 жабрами, причем две передние имели еще форму простых бугорков.

На рис. 29 приведена *Thecidium* с 14 жабрами; она уже значительно отличается от предыдущей описанной нами стадии. Голова представляется в виде небольшого бугорка, по середине которого просвечивает продолговатый пищепровод, а по бокам заметны два бугорчатых, но слабо выдающихся выступа *b*. Пищеварительный канал имеет ту же почти форму, что и на прежней стадии. Над головою заметно довольно большое светлое пространство, а затем по бокам его идут два утолщенных книзу тела, очевидно соответствующие телам *n* рис. 28. Эти полосы сходятся между собою посередине в довольно плотную пластинку *c* и затем расходятся в обе стороны *dd*, переходя непосредственно в утолщенные пластинки у основания жабр. Что касается жабр, то их мы находим в числе семи с каждой стороны, и при этом к наибольшим принадлежат задние, тогда как обе передние жабры *e* и *e* очень малы, и особенно находящаяся с правой стороны представляется в виде едва заметного бугорка.

Что касается строения самих жабр, то, кроме наружного эпителиального покрова, мы находим под ним уже обособившийся слой хитина, окружающий центральную полость, вдоль стенок которой лежит слой клеток. Мышечные волокна в жабрах уже выступают, но весьма слабо, и покуда еще незаметно того внутреннего пучка продольных мышечных волокон, который так ясно виден в вполне развитых жабрах. Непосредственно вокруг основания жабр заметен утолщенный кружок мантии, в котором видны шесть развивающихся норовых ка-

нальцев. За этим кругом следует кнаружи еще более слабо выраженное круговое утолщение мантии, от которого тянутся ряды удлиненных клеток, может быть волокон, к самому краю раковины. Мышцы туловища, т. е. замыкатели, являются и на этой стадии совершенно в том же виде, как и на предыдущей. Внутренние замыкатели кажутся только более короткими, но это происходит оттого, что большая часть их лежит на спинной стороне желудка, а рисунок представляет *Thecidium* снизу.

Следующая стадия, которая мне попалась, представляла *Thecidium* с 17 жабрами, и эта последняя, непарная семнадцатая, жабра *a* была еще весьма слабо развита и имела форму небольшого бугорка; по бокам ее были две тоже довольно короткие жабры, *bb*, тоже, очевидно, недавно образовавшиеся; так что наша настоящая стадия отличалась от предыдущей развитием трех новых жабр. Что касается передней, непарной жабры, то она, очевидно, образовалась на том месте, где на предыдущем рисунке (рис. 29, *c*) сходились лежащие по бокам головы клеточные пластинки. Утолщенный край мантии теперь значительно удален от основания жабр, и в нем замечается до 10 образующихся поровых канальцев. Остатка головного сегмента уже более не видно. Пищеварительный канал, кроме короткого пищевода, снабжен еще боковыми лопастями. Из мышц туловища видны те же, которые мы видели уже на предыдущих стадиях, т. е. оба замыкателя и один наружный отмыкатель, тогда как волокон внутреннего отмыкателя не видно: они, очевидно, прикрыты задними концами наружного отмыкателя. Эта *Thecidium*, точно так же как и предыдущая, представлена снизу.

Я окончу развитие *Thecidium* описанием одной молодой особи этого рода, которая попадается нередко и характеризуется 19 жабрами. Она уже во всех чертах сходна со взрослою *Thecidium* и отличается только тем, что жабры расположены в кружок, тогда как у взрослой они расположены подковообразно; затем в строении пищеварительного канала является то значительное отличие, что печень представляется

еще простым выступом желудка, не распадающимся на отдельные трубки. Чтобы показать относительное положение жабр к пищеварительному каналу, я сделал рисунок этой брахиоподы как с брюшной, так и со спинной стороны. Из мышц мы находим все четыре пары: две пары замыкателей и две пары отмыкателей, причем внутренние отмыкатели *o'*, сравнительно с наружными, остаются все еще очень незначительными; то же можно сказать и про внутренних замыкателей. Строение жабр уже совершенно такое же, как и у взрослых *Thecidium*. К числу органов, которых значение мне осталось неясным, я отношу особую, темную, полулунную пластинку *l*, которая расположена в кружке, ограниченном жабрами, и тянется кпереди, образуя почти две трети круга. Я полагаю, что это будет та вертикальная пластинка, которая у вполне зрелых брахиопод всегда окружает пространство между жабрами.

Нервной системы и органов выделения я не нашел у молодых *Thecidium*.

Этим я пока окончу описание этой брахиоподы, рассчитывая еще впоследствии пополнить те важные пробелы, которые остались в этом исследовании.

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ *TEREBRATULA MINOR* SSS.

Мои наблюдения над развитием этой брахиоподы совершенно поверхностны и, если я решаюсь привести их здесь, то делаю это на том основании, что они доказывают, что *Terebratula* развивается по типу *Argiope* и что, по всей вероятности, точно так же развивается и *Terebratulina caput-serpentis*.

Что касается рассматриваемого нами вида, то эта *Terebratula* была описана Филиппи (Philippi),* под именем *Terebratula vitrea minor*, и затем Зюсс назвал ее просто *Terebratula minor*. Она отличается от *Terebratula vitrea* Linn.

---

* Philippi. Enum. Moll. Sicil. I, Tab. VI, fig. 18.

большей круглотой тела и далеко большей прозрачностью, так что она скорее заслуживает название стеклянной, нежели белая или слегка даже желтоватая *Terebratula vitrea*. Замечательно, что в числе более сотни экземпляров *Terebratula*, которые прошли через мои руки в Ла-Калле, я находил только этот вид, т. е. *T. minor* Sss.; раза два мне попались теребратули более продолговатые и такого же матово-белого цвета, как и *vitrea*, но были таких же небольших размеров, как и *T. minor*.

Около Неаполя и именно в Салерно и Porto-d'Anzo ловится рыбаками (Palanchi) довольно много *Terebratula*, но попадается всегда *Terebratula vitrea*. Около Марселя и Тулона тоже попадаются *Terebratula*, но вид *vitrea*, а не *minor*; известно, что Филиппи нашел около берегов Сицилии только *Terebratula vitrea*, а *minor* имел только в ископаемом состоянии.

Terebratula minor, как и все исследованные до сих пор брахиоподы, не бросает икры, но родит уже вполне развитых личинок. У теребратули, в отличие от *Argiope* и *Thecidium*, нет особых мешков, в которых бы сохранялась икра до развития личинки, а икра скопляется в яйцеводах, где она и лежит более или менее правильными рядами до тех пор, пока не разовьется личинка. Обыкновенно выплывают только личинки, но иногда вместе с вполне зрелыми личинками выбрасываются и зародыши на различных стадиях развития. Мои исследования над *Terebratula* шли весьма неудачно; *Terebratula* принадлежит к числу самых нежных брахиопод, попадается сравнительно редко и то только на больших глубинах, т. е. добывается только коральерами, которые ловят с больших судов и возвращаются на берег только раз в три недели или месяц, чтобы запастись провизией. Поэтому я получал в большинстве случаев спиртовые экземпляры (коральеры мне их клали в бутылки со спиртом и, возвращаясь в Ла-Калль за провизией, привозили и то, что им удавалось собрать для меня), и только три или четыре раза я имел по нескольку вполне свежих

Terebratula. Эти последние мне и давали личинок и вместе с тем иногда выбрасывали зародышей. Из зародышей я имел случай исследовать три стадии, но недостаточно основательно, так что в настоящем очерке ограничусь описанием только одной стадии зародыша, которая нам доказывает, однако, что в общих чертах строение зародыша *Terebratula* сходно с организацией зародыша *Argiope*, и затем опишу вкратце личинку.

На рис. 33 табл. VIII представлен зародыш *Terebratula minor*, выброшенный вместе с личинками. При рассматривании живого зародыша, с которого сделан рис. 33, кажется, что зародыш состоит из трех отделов: переднего, меньшего, несколько закругленного, затем широкой, воронкообразной пластинки и, наконец, нижнего, несколько удлиненного сегмента. На только что выброшенных зародышах мерцательных ресничек не было видно, но на пролежавших некоторое время в воде передний сегмент покрывался ими; дальше, однако, развитие не шло, и зародыши сохранялись один или два дня и затем умирали. Зародыши, точно так же как и личинки, совершенно белы, без малейшего пигментного пятнышка или желтоватого отлива, но, несмотря на это, совершенно непрозрачны, и, чтобы увидеть внутреннюю организацию, приходилось обратиться к просветляющим средствам. Один из зародышей этой стадии, обработанный хромовой кислотой и затем просветленный, представлен мною на рис. 34; все части тела значительно стянулись и закруглились. Передний сегмент *a* (рис. 34) обособляется в виде довольно закругленной части и, очевидно, представляет головной сегмент; следующий отдел тела, который на живом зародыше имел вид круглой воротникообразной пластинки, представляется теперь в виде простой круговой складки кожи *m*, очевидно зачатка мантии. Книзу следует часть тела *t*, которая представляет еще не обособившиеся друг от друга туловищный и хвостовой сегменты.

У *Argiope* и *Thecidium*, как мы видели выше, отделение хвостового сегмента предшествует образованию мантии, здесь же, напротив, складка мантии образуется, повидимому, раньше.

Из внутренней организации этого зародыша виден зачаток кишечного канала *d* и лежащие по бокам его пластинки среднего листа *mb*, окружающие полость тела; верхний лист очень сильно развит, и мне казалось, что он состоит из наружного эпителиального слоя и более глубокого студенистого, собственно подкожного. Дальнейших стадий я не наблюдал, а затем имел небольшое число вполне развитых личинок. Личинки при рассматривании с поверхности (рис. 35) кажутся состоящими из двух отделов: совершенно закругленного по бокам и покрытого мерцательными ресничками переднего или головного сегмента *a* и затем далеко большей задней части, покрытой ресничками вдоль нижнего края. От нижней поверхности этой задней части идут кзади и сходятся между собою четыре пучка щетинок. Личинки плавают очень тихо, мало изгибаясь. При внимательном рассматривании второго отдела личинки, особенно при легком придавливании оказывается, что строение этой части тела личинки далеко сложнее, нежели это кажется с первого взгляда. Снаружи видна только сильно развитая и совершенно непрозрачная мантия, которая покрывает туловищный (*t*) и хвостовой (*s*) сегменты личинки и сама соединяется с кожею личинки у основания туловищного сегмента. Туловищный сегмент соединен с головным почти всею шириною своего основания, а не узким стебельком, как у личинок *Argiope*. На головном сегменте не видно обособившейся головы, и совершенно нет глазных пятен. Мантия, так же как и у *Argiope*, может быть подразделена на спинную и брюшную лопасти, но боковые выемки, обозначающие эту границу обеих лопастей, далеко слабее развиты. На брюшной лопасти мантии, на ее наружной стороне, помещаются четыре пучка щетинок, сидящих в круглых утолщениях кожи. Относительно внутренней организации личинки я могу сказать, что я находил полнейшую аналогию со строением личинки *Argiope*; система мышц личинки развита так же, как и у *Argiope*.

Что касается образа жизни личинок, то насколько я могу судить по тем немногим, которые жили у меня в стаканах,

приемы их более тихи, более вялы, нежели у личинок *Argiope*. Они плавают очень тихо, описывая спиральную линию, достигнув стенки стакана или препятствия, останавливаются и только при сильном раздражении стягивают мантию и расставляют щетинки. Превращение происходило очень редко; у меня превратилось пять личинок, большинство же продолжало плавать по нескольку дней и, наконец, умирало. Превращались они совершенно так же, как и личинка *Argiope*, т. е. приставали хвостовым сегментом к стеклу и затем переворачивали обе лопасти мантии на голову; в 1-й и даже во 2-й день после превращения я их еще находил с щетинками, расположенными так же, как это представлено на недавно превратившейся *Argiope*; затем щетинки терялись. Несмотря на то, что я очень берег моих немногих превратившихся *Terebratula*, они не представляли мне дальнейших фаз развития и умерли все. Рисунков этих стадий я не сделал, чтобы не тревожить молодых теребратуль и все надеясь получить еще материал, которого, однако, не получил.

Как ни беглы мои заметки о развитии *Terebratula*, все же они указывают нам на огромное сходство с развитием *Argiope* и на присутствие щетинок в совершенно таком же отношении к мантии. К сожалению, их первое появление не было наблюдаемо, и на зародыше рис. 33, 34 я их еще не видел.

Первое развитие *Brachiopoda* из превратившейся личинки мною совершенно не прослежено, точно так же мне не попались и очень молодые *Terebratula*; самая меньшая, которую я наблюдал, имела уже десять жабр, и я ее срисовал с брюшной и спинной сторон. У меня были и до сих пор сохранились в спирту вдвое меньшие *Terebratula*, но, к несчастью, только одни раковины и спикулы в жабрах, тогда как все мягкие части или совершенно сгнили, или остались только остатки желудка.

На рис. 36 и 37 приведена мною молодая *Terebratula minor* с десятью вполне развитыми жабрами и бугорчатыми зачатками еще двух. На рис. 36 мы видим эту брахиоподу сверху; верхняя, спинная, меньшая раковина *A* оставляет непокры-

тым задний конец брюшной раковины *B*; из непокрытой верхнею раковиною части брюшной раковины выдается стебелек *st*, обыкновенно довольно длинный и совершенно прозрачный, относительно такой же длины, как и у молодой *Terebratulina*, представленной на рис. 39, *st*. Вдоль края верхней раковины идет утолщение мантии *r*, в котором помещаются краевые щетинки, затем по всей мантии тянется сеть тонких сосудов. Поровых канальцев еще сравнительно немного, и они рассеяны по всей раковине без всякой правильности. Что касается внутренней организации, то при рассмотрении сверху видна утолщенная пластинка (диск) мантии, окружающая пищепровод и по краям которой помещаются жабры. Эта утолщенная пластинка мантии *d* особенно распространена под спинной раковиной и составляет весь тот кружок, вокруг которого помещаются жабры; собственно эту пластинку нельзя, пожалуй, назвать утолщением мантии, так как при раскрытых раковинах она занимает именно то пространство внутренней оболочки, которое не прилегает ни к нижней, ни к верхней раковине, и вокруг которого сидят жабры. Когда раковины замкнуты, тогда ясно видно, что это утолщение внутренних эпителиальных покровов прилегает преимущественно к верхней раковине, т. е. принадлежит спинной лопасти мантии; над ним, т. е. между утолщенным диском *d* и спинной пластинкой мантии (проще — спинной раковиной), находится полость тела, и в ней лежит пищепровод *oe*, и кзади следует желудок *m* с боковыми выступами — зачаточной печенью. Вокруг переднего конца пищепровода просвечивает окаймленное утолщенными краями ротовое отверстие *o*. На переднем конце диска видны по бокам по две жабры *bb*, уже вполне развитые, загнутые передними концами кнутри и покрытые на внутренней поверхности мерцательными ресничками. Вдоль самого переднего края утолщенного диска сидят два небольших бугорка *b'* — зачатки двух новых жабр. Остальные жабры лежат на брюшной стороне диска, и указать их на этом рисунке было неудобно, но они представлены на следующем.

Что касается других органов, то с особою ясностью выступают мышцы. Во-первых, от пищепровода к краю диска идет большое количество нежных мышечных волоконец, которые, вероятно, способствуют расширению пищепровода. Затем кзади и по бокам диска лежат две пары мышц — очевидно замыкатели. Одна из этих мышц, лежащая более кпереди, *z*, состоит из пучка очень коротких волокон, сходящихся в совершенно прозрачный и тонкий тяж, идущий уже к нижней раковине; другой замыкатель, *z'*, состоит из длинных тонких волоконец, идущих параллельно друг другу и образующих длинную мышцу. Что касается сравнения этих мышц с замыкателями *Thecidium*, то по наружному виду *z'* до того сходен с внутренним замыкателем *z' Thecidium*, что я склонен рассматривать их за гомологичные мышцы, тогда как мышца *z* теребратули соответствовала бы большому наружному замыкателю у *Thecidium* (рис. 31, *z*).

Из других мышц с этой стороны видна только спинная мышца стебелька *ms*, которая от спинной раковины идет к стебельку, в котором она оканчивается довольно длинным тяжем. Отмыкателей с этой стороны совершенно не видно; они прикрепляются к заднему, вдающемуся внутрь краю спинной раковины и идут почти вертикально к брюшной, на которой мы и увидим их точки прикрепления. Обращаясь теперь к описанию рисунка *Terebratula*, представленной с брюшной стороны, мы видим здесь, во-первых, весь диск *d*, вокруг которого расположены все 10 жабр, две брюшные (*b*), как оказывается, значительно подвинуты кзади, так что весь диск при замкнутых раковинах помещается на спинной раковине. На этом диске находится и ротовое отверстие.

Пищеварительный канал, точнее говоря желудок, рассматриваемый с этой стороны, оказывается снабженным на конце коротким, коническим слепым выступом — кишкою. Из мышц здесь видны нижние концы обоих замыкателей *z* и *z'*, затем пара больших брюшных мышц стебелька *ms*, идущих от брюшной раковины к стебельку. Таким образом, в стебельке

мы встречаем четыре мышцы, или две пары мышц; одна пара идет от спинной раковины, другая пара, более сильных, от брюшной; это будут брюшные и спинные мышцы стебелька.

У самого конца желудка, между местами прикрепления брюшных мышц стебелька, мы находим еще две пары мышц, из которых средняя пара как бы слита в одну мышцу. Это будут обе пары отмыкателей *o* и *o'* — наружные и внутренние отмыкатели.

О РАЗВИТИИ *TEREBRATULINA CAPUT-SERPENTIS* LINN.

Об эмбриональном развитии этой брахиоподы я не имею собственных наблюдений, и мне удалось наблюдать только несколько молодых брахиопод, из которых рисунок одной я приведу здесь. К счастью, мы имеем уже сообщение о развитии одной брахиоподы этого рода, а именно исследование американского ученого Морза, о котором я говорил уже во введении. Морз описывает в весьма кратких чертах развитие этой брахиоподы, и для полноты настоящей статьи я приведу те несколько строк, которые американский ученый посвящает интересующему нас вопросу. «Икра, — говорит он, — отпадая от яичника, падает в полость тела и оттуда вступает в яйцевод (как это непосредственно наблюдалось), идет тихо по нему и затем выбрасывается наружу. Тут икра наблюдалась до тех пор, пока из нее не развивался кольчатый зародыш, состоящий из четырех ясных колец, который сокращался наподобие червячка. На этой стадии личинки, повидимому (appeared), прикреплялись хвостовым сегментом, но, к сожалению, они при этом все погибли, съедаемые сильно размножившимися инфузориями». Один из рисунков этого автора я перерисовал на рис. 38; это зрелая личинка *Terebratulina*, по описанию Морза. Правда, тут видно только три отдела, или кольца, как их называет Морз, но на другом рисунке, представляя

личинку с другой стороны, он рисует передний отдел, разделенный перетяжками.

Сравнивая эту личинку *Terebratulina* с знакомыми уже нам личинками *Argiope*, *Thecidium* и в особенности *Terebratula*, мы видим в общих контурах тела огромное сходство. Очевидно, второй сегмент *b* соответствует мантии, покрывающей туловищный сегмент, а *s* будет выдающийся из-под складки мантии хвостовой сегмент. На головном сегменте, быть может, обособлена голова, хотя она на рисунке и не указана, а рис. 11 у Морза, мне кажется, сделан с ненормально развитого или смятого зародыша. Во всяком случае ясно одно, что личинка *Terebratulina* вполне сходна с личинкою *Terebratula*; остается вопрос о том, существуют ли у личинки *Terebratulina* щетинки или нет. Морз не упоминает о них ни одним словом и не рисует их; но его описание (как это мог убедиться читатель, так как я его привел целиком) до того кратко, а рисунки сделаны в таком малом масштабе, что для меня не исключена возможность, что он, может быть, и упустил из виду эти важные прибавки мантии личинки.

Молодую *Terebratulina*, которую я имел случай наблюдать, я представил на рис. 39 при меньшем увеличении, а на рис. 40 и 41 при большем. На рис. 39 мы видим молодую брахиоподу, сидящую на коротком стебельке *st* и снабженную двумя раковинами: большею, брюшною, *u*, и меньшею, спинною, *o*. Брахиопода эта обладала значительной способностью движения на своем стебельке, она могла совершенно пригибаться к раковине, на которой была прикреплена, и снова принимать то положение, в котором она представлена на рисунке.

К моему крайнему сожалению, я не исследовал точнее этой *Terebratulina*, а, сделав рис. 40 и 41 с еще живого экземпляра, я ее сохранил в глицерине в надежде, что ее организация мне будет более понятна, когда я подыщу другие стадии или получу зародышей; но ни других стадий, ни зародышей я не получил, а препарат погиб при перевозке, так что я привожу только рисунок того, что было видно на живой.

На рис. 40 *Terebratulina* представлена с брюшной стороны, раковина уже довольно развита, имеет три концентрических круга *c* и снабжена шестью поровыми канальцами. Что касается строения раковины, то она вся состоит из продолговатых, закругленных кпереди и заостренных кзади чешуек, очевидно развивающихся призм. Из внутренних органов был ясно виден пищепровод *oe*, стенки которого состояли из совершенно светлой, прозрачной ткани, вероятно образовавшейся углублением верхних покровов, и круглый зачаток *m* желудка, с небольшою центральною полостью и стенками, наполненными желтою жировою массою; над пищепроводом была видна еще тонкая кожа и затем по бокам его наружного отверстия сидели два стебелька, вероятно две первые жабры *b*. Эти стебельки вообще несколько отличались от настоящих жабр и именно тем, что их периферические концы состояли из довольно сильно выдающихся клеточек и имели здесь сильно утолщенную кожу, затем могли значительно вытягиваться и стягиваться, т. е. укорачиваться, чего не делают вполне развитые жабры, в которых обыкновенно сильно развиты не только кутикулярные слои, но существует еще и целый ряд известковых спикул.

Очень вероятно, что эти два стебелька будут две парные жабры, появляющиеся здесь в таком случае совершенно иначе, нежели у *Argiope*. Из мышц видна была пара сильно развитых мышц, идущих к стебельку, *ms*, и у задней части пищеварительного канала — два едва заметных пучка *o*, вероятно отмыкатели.

Рассматривая ту же брахиоподу со спинной стороны (рис. 41), мы видим отношение спинной раковины к брюшной, затем стебелек, окруженный очень толстым краем нижней раковины. Верхняя раковина состоит из тех же зачаточных призм и, кроме того, в ней заметно большое количество концентрических кругов. В спинной раковине видны только четыре больших поровых канальца, расположенных симметрически. Из внутренних органов был виден продолговатый пищепровод и затем круглый желудок; кроме того, по бокам желудка

видны две мышцы, вероятно спинные мышцы стебелька. Затем заметна была какая-то полоска, значение которой для меня осталось неясным. У меня была молодая *Terebratulina* с десятью жабрами, но она исследована слишком поверхностно, так что я не привожу здесь ее описания, а отлагаю это до другого случая, который, как я надеюсь, мне скоро представится.

Что касается развитых *Terebratulina caput-serpentis*, то это самая обыкновенная брахиопода между глубокодонными, т. е. живущими на глубине 60—80 сажен. Кроме того, она долго живет в неволе и хотя я ее имел в изобилии в течение июня месяца, и икра и семя были вполне зрелыми, но развития проследить мне не удалось. Основываясь на указаниях Морза, что развитие ее идет в море на свободе, я пробовал искусственное оплодотворение, но всегда безуспешно. Очень вероятно, что развитие начинается несколько позже; Морз указывает на август, и в этом случае понятна безуспешность моих усилий.

Морз в своей маленькой заметке о развитии *Terebratulina* и о ее яйцеводах говорит, что эта брахиопода слитнополая, и описывает семенники, лежащие у выводного отверстия яйцеводов. Это, однако, положительно неверно, и *Terebratulina*, точно так же как и все исследованные мною в этом отношении брахиоподы, а именно *Terebratula minor* и *vitrea* (последнюю я пересматривал в этом отношении в Неаполе), *Argiope neapolitana* и *decollata*, *Morrisia anomoides*, *Kraussia rubra* и *Crania* — все раздельнополые. Я думал, судя по рисунку Морза (рис. 2, *c*), что у *Terebratulina* есть приемники семени, но и их положительно не оказалось, и мне остается совершенно непонятным, как американский ученый утверждает, что эти железы всегда наполнены семенными нитями.

Общий обзор

Обращаясь теперь к общему обзору полученных результатов, мы прежде всего должны посмотреть, какие черты в развитии и строении личинок свойственны всем исследованным в этом

отношении брахиоподам и в чем и насколько существенны замеченные отличия; затем сделать то же самое для молодых описанных нами брахиопод и, наконец, сравнить развитие брахиопод с развитием других животных, в особенности с развитием моллюсков и червей, и затем из этого сравнения вывести заключение о систематическом положении рассматриваемого нами класса.

Что касается наружной формы личинок, то у всех до сих пор исследованных брахиопод, т. е. у *Argiope*, *Thecidium*, *Terebratula* и *Terebratulina*, личинки оказываются состоящими из тех же трех главных колец, причем только у личинки *Thecidium* от переднего кольца несколько отшнуровывается голова; последняя заметна также и у личинок *Argiope*, но совершенно не обособлена у личинок *Terebratula* и *Terebratulina*.

Эти три главных кольца тела личинок брахиопод мы назвали головным, туловищным и хвостовым кольцами, или сегментами.

У трех точнее исследованных личинок брахиопод, именно у *Argiope*, *Thecidium* и *Terebratula*, мы находим, что только головное и хвостовое кольца покрыты мерцательными ресничками, туловищное же кольцо мерцательных ресничек не имеет. Затем в строении туловищного кольца личинок *Thecidium* замечается некоторое отличие от строения соответствующего кольца у других брахиопод: это кольцо у личинок *Thecidium* весьма слабо развито на брюшной стороне тела и сильно выдается на спинной, где оно отлагает толстый кутикулярный слой, совершенно сходный с отлагающейся хитиновой раковиной на внутренней (у личинки) поверхности мантии.

На среднем, или туловищном, кольце всех исследованных брахиопод помещается круговая складка кожи, идущая от верхнего края этого кольца и покрывающая как его, так в большинстве случаев и хвостовой сегмент. Эта складка, мантия, за исключением личинок *Thecidium*, состоит из двух несколько отграничивающихся по бокам лопастей, а именно брюшной и спинной лопастей. Обе лопасти отграничены друг от друга небольшими боковыми выемками. Если мы примем

у личинок *Argiope* и *Terebratula* существование двух лопастей мантии, то должны будем признать, что у личинок *Thecidium* брюшной лопасти или совершенно нет, или она вполне зачаточна. Мантия во всех исследованных случаях состоит из двух эпителиальных слоев, между которыми у *Argiope* и *Terebratula* проходят нежные мышечные волоконца, а у *Thecidium* последних совершенно нет; мантия у личинок первых двух родов брахиопод весьма подвижна, способна сокращаться по различным направлениям, а у *Thecidium* совершенно неподвижна и до того плотно прилегает к туловищному кольцу, что таким точным наблюдателем, как Лаказ-Дютье, описывалась за наружную оболочку среднего кольца.

Мантия только вдоль ее нижнего края покрыта мерцательными ресничками, на других же частях ее поверхности ни у одной из исследованных мною брахиопод ресничек нет, и по всей вероятности и Морз, рисующий реснички на туловищном кольце *Terebratulina*, тоже ошибается. Мантия достигает обыкновенно довольно значительной длины: у личинок *Thecidium* она покрывает туловищный сегмент, у *Argiope* и *Terebratula* покрывает и весь хвостовой. К числу важнейших наружных придатков мантии следует отнести щетинки, которые найдены покуда у личинок *Argiope* и *Terebratula* и существуют по всей вероятности и у личинок *Terebratulina*. Щетинки эти являются в числе четырех пучков, расположенных на четырех круглых, пуговчатых основаниях; они совершенно гладки и достигают значительной длины.

В спокойном состоянии, у тихо плавающей личинки, они сложены в густой пучок, выдающийся далеко кзади; при малейшем раздражении щетинки эти расставляются по всем направлениям и служат, вероятно, органом защиты. Все четыре пучка щетинок помещаются на брюшной лопасти мантии. У личинок *Thecidium* этих щетинок нет, как нет вообще и вполне развитой брюшной лопасти мантии.

В плавании и приемах личинок, так же как и в наружной форме, заметно огромное сходство между личинками *Argiope*,

Terebratula и, повидимому, *Terebratulina*, отличающимися своею подвижностью и чувствительностью от малоподвижных и несколько неуклюжих личинок *Thecidium*.

Что касается внутренней организации, то, насколько последняя исследована, у всех личинок замечается значительное сходство: посередине, несколько ближе кпереди, лежит зачаток пищеварительного канала, состоящего из весьма толстостенного эллиптического тела с едва заметным просветом. По бокам этого зачатка лежат по две пластинки среднего листа, ограничивающие полость тела. На счет наружной из этих пластинок развивается мышечная система личинки, которая оказывается довольно сложной. К сожалению, эта система сколько-нибудь точнее исследована только у личинок *Argiope* и *Terebratula* и почти совершенно не выяснена у личинок *Thecidium*. Поэтому мы должны ограничиться общим обзором мышечной системы личинок первых двух брахиопод. Все главные мышцы личинки лежат в туловищном сегменте, и между ними я отличаю четыре пары мышц. Две пары, лежащие впереди, по бокам пищеварительного канала (рис. 17, *z*) столь сближены между собою, что кажутся одной мышцею. Они идут от туловищного кольца в мантию, к местам прикрепления щетинок (четырем пучкам щетинок соответствуют и четыре мышцы); все четыре мышцы выступают особенно резко после превращения (рис. 20, *z*). Затем ясно видна еще одна пара лежащих по обеим сторонам тела на брюшной стороне и идущих из туловищного кольца к хвостовому (рис. 17, *ms*), — это брюшные мышцы личинки.

Кроме этих трех пар мышц, находится еще четвертая, расположенная кзади от пищеварительного канала и идущая от спинной стенки личинки тела к брюшной. Исключая этих главных мышц, замечается еще довольно большое количество мелких мышечных волоконец, идущих преимущественно как к голове, так и к мантии. У личинок *Thecidium*, совершенно непрозрачных при рассматривании с поверхности, я находил на поперечных разрезах по одному мышечному пучку по бокам

зачатка пищеварительного канала, а на продольных — по две мышцы: одну, идущую сверху, от заднего конца головы книзу, а другую — снизу, от основания хвостового кольца кверху. Я считал эти мышцы за противоположные концы одной и той же мышцы, хотя, может быть, это будут и две самостоятельные мышцы. Что касается сравнения мышц личинки *Thecidium* с мышцами личинок *Argiope*, то положение первых по бокам пищеварительного канала заставляет их скорее сравнивать с мышцами щетинок.

Обращаясь теперь к развитию знакомых уже нам личинок, мы замечаем два, так сказать, типа развития, один для *Argiope* и *Terebratula* и другой для *Thecidium*. Различия заключаются, во-первых, в разнообразном строении яйца и первых стадиях развития; у *Argiope* образование нижнего зародышевого листа происходит посредством углубления одноклеточной бластодермы, у *Thecidium* образование клеток нижнего листа происходит простым отделением внутренних концов клеток бластодермы. В этом заключается главное различие эмбрионального развития. Средний лист образуется в обоих случаях отшнуровыванием от уже сложившегося нижнего листа.

Молодой зародыш, когда у него уже сложились все три зародышевых листа, почти совершенно одинаково устроен у всех точнее исследованных брахиопод, и, как бы ни были различны первоначальные эмбриональные процессы, они приводят здесь к одному результату. Различие между зародышами *Argiope* и *Thecidium* этой стадии (табл. I, рис. 8; табл. V, рис. 10) весьма незначительны и заключаются главным образом в строении тканей, которые у зародышей *Argiope* довольно бедны жировым, желточным, содержимым, тогда как у личинок *Thecidium* переполнены им. Вследствие последнего обстоятельства зародыши *Thecidium* больше и совершенно непрозрачны.

Сходство в форме зародыша не ограничивается этою стадией, но оно продолжается почти во все время подразделения зародыша поперечными перетяжками на три главных сегмента, и только уже затем, когда начинает образоваться мантия, вы-

ступают своеобразные особенности у отдельных родов. Впрочем уже и несколько раньше, при рассматривании зародышей с брюшной стороны, оказывается, что у *Thecidium* брюшная сторона туловищного сегмента весьма слабо развита сравнительно со спинною, отчего зародыш и кажется несколько согнутым на брюшную сторону.

Это весьма слабое развитие брюшной стороны туловищного сегмента у личинок *Thecidium* я объясняю себе тем обстоятельством, что у этой брахиоподы нет стебелька, а следовательно нет и той большой и массивной брюшной мышцы стебелька, которая у личинки *Argiope* занимает почти всю брюшную половину туловищного кольца. Сокращение тела личинки в продольном направлении, вероятно, производится теми мышцами, которые впоследствии развиваются в замыкатели брахиоподы и которые, вследствие отсутствия брюшной лопасти мантии и вероятного участия хвостового сегмента в развитии нижней раковины, идут и у личинки вдоль тела, т. е. от головного, или переднего, конца туловищного сегмента к хвостовому.

Абстрагируясь от различия в строении брюшной стороны туловищного сегмента, первое различие, которое мы замечаем затем, заключается в появлении щетинок на заднем конце брюшной стороны туловищного сегмента и, наконец, в поднятии складки кожи, образующей мантию, поднятие которой происходит несколько иначе у *Thecidium*, нежели у *Argiope*. Я впрочем не считаю еще возможным вдаваться в подробное рассмотрение различий, так как весь ход образования мантии недостаточно выяснен. В сущности у тех и других мантия представляет круговую складку кожи туловищного сегмента, соединяющуюся с последним у его переднего края.

Обращаясь теперь к обзору самого хода превращения личинки в сидящую брахиоподу, мы встречаемся с весьма сходными у всех исследованных брахиопод явлениями. Личинка всегда прикрепляется хвостовым сегментом и переворачивает мантию на голову. Хвостовой сегмент дает стебелек,

обе лопасти мантии личинки — мантию брахиоподы, окружающую первоначально только головной сегмент и оставляющую совершенно открытый туловищный (табл. III, рис. 19 и 20). Только впоследствии, при разрастании мантии, раковина разрастается довольно значительно и кзади, и в особенности нижняя раковина очень скоро окружает туловищный сегмент снизу, сверху же он почти совершенно пропадает, причем наружная оболочка принимает, повидимому, участие в образовании стебелька, а все внутренние органы, и в том числе и мышцы, вдвигаются под раковину. Сущность процесса превращения как для стебельчатых брахиопод, так и для *Thecidium*, одна и та же: и у тех и у других существует одинаковый стебелек, но только у стебельчатых он сохраняется на всю жизнь, у *Thecidium* он исчезает сейчас же после превращения. К этому общему очерку превращения род *Thecidium* подходит впрочем только наполовину, а именно, сколько я мог себе выяснить ход превращения личинки *Thecidium*, у этой брахиоподы мантиею отлагается только верхняя раковина, вся же нижняя раковина образуется иначе.

Чтобы описание было объективнее, я сошлюсь на рис. 24, табл. VI; здесь мы видим, что задний конец верхней раковины *s* окружен уже полулунным верхним задним краем нижней раковины *s'*; весь этот задний край нижней раковины, по моему мнению, образовался на счет стенки тела спинной стороны туловищного сегмента. Мы уже видели у личинок, что здесь (табл. VI, рис. 19, *hc*) отлагалась такая же кутикула, как и на той части мантии, которая отлагает верхнюю раковину, и вот эта-то кутикула и образует задний край нижней раковины, затем вся остальная часть нижней раковины отлагается покровами тела хвостового кольца, которое расширяется, так сказать расплывается, в тонкую пластинку.

Хотя этот процесс и не прослежен шаг за шагом, по недостаточности материала, но в общих чертах он так ясен и прост, что я вряд ли тут ошибаюсь. Таким образом, если я только прав, то нижняя раковина *Thecidium* далеко не соответствует,

морфологически, нижней раковине стебельчатых брахиопод. У стебельчатых брахиопод обе лопасти мантии после превращения отлагают на своей наружной поверхности хитиновую раковину, которая затем уплотняется новыми слоями, и только впоследствии являются известковые отложения.

Щетинки, которые после превращения попадают на внутреннюю сторону мантии, вскоре отбрасываются.

Из внутренних органов особенное внимание заслуживает переход мышц личинки в мышцы брахиоподы. Мышцы *z*, которые лежали в туловищном сегменте по бокам пищепровода (табл. II, рис. 17) и шли к щетинкам, теперь, т. е. после превращения, видны в том же положении; они направляются с каждой стороны тела к наружному и более внутреннему пучку щетинок и после отпадения последних непосредственно превращаются в обе пары замыкателей брахиоподы, т. е. в пару внутренних z' и пару наружных z'' замыкателей. Затем обе большие брюшные мышцы *ms* личинки прямо переходят в обе брюшные мышцы стебелька, т. е. в обе мышцы, идущие от внутренней поверхности брюшной раковины к стебельку. Затем мышцы *md* личинки *Argiope* переходят в отмыкатели раковины. Впоследствии к этим мышцам присоединяется еще вторая пара отмыкателей, или, может, они оба были первоначально соединены в одну мышцу. Других мышц у молодых *Argiope* я не находил, но зато мне встретилась еще пара мышц у молодых *Terebratula vitrea minor*, у которых, кроме пары брюшных мышц стебелька, выступает с полной ясностью еще пара спинных мышц стебелька, идущих от внутренней поверхности спинной раковины к стебельку (табл. VIII, рис. 36, *ms*).

К моему крайнему сожалению, эту последнюю пару мышц у молодых особей *Terebratula* я открыл только здесь, в Киеве, на сохраненных экземплярах, так что я не мог вторично просмотреть личинок *Terebratula*, не найдется ли уже у них эта мышца, что весьма вероятно. То обстоятельство, что я ее не нашел у молодых *Argiope*, объясняется, вероятно, ее ничтожным развитием и тем, что *Argiope* почти не двигаются на

стебельке, тогда как *Terebratula* и *Terebratulina* очень подвижны и опускаются и подымаются на стебельке, поворачиваясь в разные стороны.

Система мышц молодой *Thecidium* состоит уже из тех же восьми мышц, четырех замыкателей и четырех отмыкателей, которые известны и у взрослой брахиоподы того же вида, но свести их на мышцы личинки покуда невозможно, так как последние еще недостаточно исследованы.

Из других органов личинки нам остается еще сказать о пищеварительном канале, зачаток которого весь переходит и в брахиоподу и дает начало желудку, задней кишке и затем печени. Пищепровод образуется как простое трубчатое углубление стенок головы. Голова, точно так же как и головной сегмент, становится постепенно меньше и меньше и ко времени вырастания жабр окончательно исчезает. Сегментарных органов (т. н. яйцеводов) и нервной системы мне не удалось наблюдать ни у личинки, ни у молодой брахиоподы.

До сих пор, описывая молодую брахиоподу, мы рассматривали только те органы, которые были уже и в личинке и после превращения заняли только иное относительное положение; теперь мы перейдем к описанию таких органов, которые в личинках не встречались и появляются только после превращения. К ним принадлежат жабры; относительно их первого появления я имею только более точные наблюдения у *Argiope*. У этой брахиоподы они появляются первоначально в виде четырех бугорчатых, направленных книзу (кнутри) выступов мантии и образуются совершенно независимо от головы. Бугорки эти лежат по два на правой и левой половине спинной лопасти мантии и представляют простые выступы последней.

Затем у меня приведены стадии с 10 жабрами (рис. 21′), 12 (рис. 22) и, наконец, 18 (рис. 26). Из хода их образования видно, что жабры появляются всегда попарно, на переднем конце или крае жаберного круга.

Первое образование жабр у *Thecidium* выяснить не удалось и, смотря по их близкому положению к головному сегменту

(табл. VII, рис. 28), кажется возможным, что в их образовании принимает участие и головной сегмент. Во всяком случае для *Thecidium* выяснилось одно совершенно несомненно, что с самого начала появляется сразу 10 или 12 жабр и, когда они уже достаточно вырастут (рис. 29), начинают появляться новые пары; так их бывает 14, 16, но затем вырастает одна серединная непарная передняя жабра, и тогда является стадия с 17 жабрами, и затем дальше увеличивание числа идет опять выростанием по одной жабре с каждой стороны, но общее число их остается нечетное.

Если мы поэтому оставим наблюдения над *Thecidium* относительно образования жабр, как неполные и поэтому недоказательные, то по данным, полученным для *Argiope*, мы можем во всяком случае утверждать, что жабры у некоторых брахиопод представляют отростки мантии, а не головы. Этим, конечно, не опровергается возможность образования у других брахиопод жабр как отростков головного сегмента.

Этим общим сводом главнейших выводов из развития рассмотренных брахиопод мы пока ограничимся и теперь перейдем к сравнению как развития брахиопод, так и их личинок, а затем и самих взрослых форм с развитием и организацией других животных и попробуем точнее определить на основании этих данных положение брахиопод в системе животного царства.

Обращаясь к сравнению личинок брахиопод с личинками других соседних животных, нам важнее всего решить предварительно, существует ли сходство между личинками брахиопод и личинками моллюсков вообще. На первом плане у нас должно стоять сравнение с личинками пластинчатожаберных, а затем уже и с личинками всех других моллюсков. К числу главных признаков личинок всех настоящих моллюсков принадлежит, во-первых, некольчатость тела,* очень раннее

* Очень кратковременная, только наружная кольчатость тела известна только у очень молодых *Dentalium* и затем уже у более взрослых личинок *Pneumodermon* и *Chiton*. Что касается *Pneumodermon*, то появление мерцательных поясов на этих личинках есть явление уже поздней-

появление раковин или хотя их зачатка (у многих *Gastropoda*), и, во-вторых, присутствие ноги и паруса.

Ни одного из приведенных признаков личинок моллюсков мы у личинок брахиопод не находим; тогда как у личинок моллюсков тело некольчатое, у брахиопод — всегда кольчатое; тогда как у личинок всех без исключения моллюсков мы находим парус (velum), ногу и раковину, ничего подобного не встречается у личинок брахиопод. На основании этого полного отсутствия какого бы то ни было, хотя самого наружного сходства между личинками брахиопод и моллюсков вообще, мы можем отказаться от дальнейшего разбора всех отличий, так как все различно, и общего ничего нет.

Лаказ-Дютье,* первый сообщивший нам данные о личинках брахиопод, именно *Thecidium*, уже заметил это полное различие между личинками пластинчатожаберных и брахиопод и высказался в пользу разделения обоих классов. Определяя количественное различие этих личинок, Л.-Д. говорит: «Il y a certainement autant de différence si ce n'est plus entre ces embryons et ceux des Acephales, qu'entre ceux de ces derniers et ceux des Gasteropodes»; p. 322.**

Таким образом, уже первому исследователю бросилось в глаза то значительное отличие в форме личинок, и уже совершенно верно замечено, что между личинками брахиопод и личинками пластинчатожаберных отличие больше, нежели

шее, как это показано Кроном, а из яйца выходит личинка, снабженная такой же раковиной, какую обыкновенно имеют личинки брюхоногих. Очень возможно, что при развитии *Chiton* существует нечто подобное, так как его эмбриональное развитие еще не известно.

* L. c., 322 «Dans la forme de ces embryons n'a-t-on pas déjà une preuve suffisante de la séparation qui doit écarter les Brachiopodes des Acéphales». [Не является ли форма этих зародышей уже достаточным доводом для разделения, которое должно отдалить *Brachiopoda* от *Acephala*. — *Ред.*].

** [Между этими зародышами и зародышами *Acephala* имеется, конечно, такое же, если не большее, различие, как между последними и зародышами *Gastropoda*. — *Ред.*].

между личинками всех других классов моллюсков между собою. Уже, следовательно, и Лаказ-Дютье только из наблюдений личинки *Thecidium* пришел к тому выводу, что личинка брахиопод отличается от личинок моллюсков больше, чем личинки различных классов одного типа.

Доказав таким образом, что нам нечего искать сходства в организации личинок брахиопод и моллюсков, нам предстоит теперь посмотреть, нет ли чего общего в развитии с животными другого типа, именно с типом червей и прежде всего с классом мшанок (*Bryozoa*), к которым в последнее время приближали брахиопод. Благодаря исследованиям последнего времени, преимущественно работам Нитше (Nitsche),* Клапареда,** Мечникова,*** Шнейдера (Schneider),**** затем Ульянина ***** и отчасти моим, ****** мы имеем довольно полный очерк различных личинок мшанок. За исключением личинок *Pedicellina* и *Loxosoma* и затем своеобразных личинок пресноводных мшанок личинки всех остальных мшанок довольно однообразны, и типом их могут служить личинки *Bicellaria ciliata*, подробнее описанные Нитше в уже приведенной выше статье. Рассматривая организацию этой личинки, а затем ее превращение, мы вполне, конечно, убеждаемся, что тут очень мало сходного с личинками и превращением брахиопод. Помимо внешних, так сказать наружных, различий тут является еще та

---

* C. Nitsche. Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XX, S. I. Taf. I, XXI, S. 450; Bd. XXII, S. 468.

** Ed. Claparède. Beiträge zur Anat. u. Entwick. der Seebryozoen. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XXI.

*** Metschnikoff. Beitr. z. Entw. einiger niedr. Thiere. Büll. de l'Acad. d. St. Petersb., v. XV, 1871, S. 50.

**** Schneider. Zur Entwick. u. syst. St. der Bryozoen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V, S. 260.

***** Uljanin. Zur Anat. u. Entw. d. Pedicellina. Büll. de la Soc. imp. de Natur. de Moscou, 1870, p. 16.

****** Kowalevsky. Beitr. z. Anat. u. Entw. d. Loxosoma neapolitanum. Mém. d. Acad. imp. d. Sci. d. St. Petersb., VII série, t. X, № 2, 1868.

фундаментальная черта в развитии мшанок, что у них первоначально развивается zoecium, а затем, как бы почкованием в нем, полипид. Ничего подобного у брахиопод нет, у них в личинке находятся уже все главные органы взрослого животного и только жабры образуются впоследствии, да и то как простые отростки наружных покровов. Таким образом, и большинство личинок мшанок устраняется от всякой параллелизации; но между мшанками находится весьма своеобразное семейство *Pedicellinae*, куда я включаю и род *Loxosoma*, и вот их-то личинки, отличаясь от личинок всех других мшанок, приближаются к личинкам брахиопод. Хотя развитие зародышей этих последних мшанок, точно так же как и их личинки, описаны как мною, так и Ульяниным весьма поверхностно, но все же в них можно отличить три кольца: головное, туловищное и хвостовое; затем у личинок *Loxosoma* существует на туловищном сегменте покрытая мерцательными ресничками складка кожи, * весьма сходная с мантийной складкой личинок брахиопод.

О дальнейшей судьбе и о ближайшей организации этой личинки мы ничего не знаем, но зато Ульянин описывает превращение личинки *Pedicellina*, причем оказывается, что ее задний, или хвостовой, сегмент превращается в стебелек. Очевидно, что то же происходит и у *Loxosoma*, и тогда действительно в превращении этих личинок будет большое сходство с тем, что уже известно для брахиопод. Дальнейшие сравнения покуда оказываются невозможными, и остается только пожелать скорейшего и более точного исследования развития *Loxosoma* и *Pedicellina*; возможно, что тут могут оказаться некоторые черты развития, которые выяснят нам отношение брахиопод к этому своеобразному семейству мшанок.

Во всяком случае покуда, основываясь на общем наружном сходстве личинок *Pedicellinae* с личинками брахиопод, можно сказать, что это семейство мшанок, повидимому, ближе всего стоит к брахиоподам и, быть может, одиночные, не образующие

---

* Loxosoma neapolitanum. Taf. Fig. 10.

колоний *Loxosoma* и представляют переходные формы между брахиоподами и мшанками.

Из всего сказанного мы, следовательно, видим, что наши исследования, удаляя брахиопод от моллюсков, приближают их к типу червей и притом к классу мшанок, как это было, сколько я знаю, впервые защищаемо Гексли, притом приближают их к семейству *Pedicellinae*. Но как это было уже высказано и выше, вследствие еще крайне недостаточного исследования развития мшанок этого семейства, наши сравнения и выводы основываются на весьма непрочных основаниях и разрешение вопроса о сродстве брахиопод и локсозом нужно представить еще будущему. Во всяком случае сравнение брахиопод возможно только с мшанками этого семейства, так как у брахиопод никогда и ни на одной стадии развития нельзя отличить полипида от цистида и мы можем их сравнивать только с мшанками, состоящими из одного полипида, как *Pedicellinae*, не имеющими цистида.

Если мы, однако, удовлетворимся этими проблематическими указаниями на сходство личинок локсозом и брахиопод — сходство впрочем еще далеко не достаточно установленное, так как личинки локсозом весьма неполно и поверхностно исследованы, — и будем сравнивать личинок брахиопод с личинками различных представителей типа червей, то прежде всего нам бросится в глаза сходство личинок брахиопод с личинками кольчатых червей. У личинок брахиопод, как и у личинок кольчатых червей, тело распадается на кольца, и притом на три кольца, которые образуют обыкновенно и тело личинок весьма многих червей. Я нарочно выписываю из лучшего современного руководства зоологии — зоологии Клауса, так мастерски переведенного на русский язык гг. Усовым и Петунниковым, — определение формы и общего хода развития личинок аннелид: * «Несмотря на большие различия в форме тела,

* «Основы зоологии д-ра Клауса», пер. с примечаниями проф. Усова и А. Петунникова. М., 1873, стр. 478.

все личинки *Chaetopodes* и при дальнейшем развитии сводятся к одному общему плану. В первоначальной своей форме, по выходе из яйца, они состоят исключительно из головы и порошицевого сегмента, но с дальнейшим ростом они развивают по порядку недостающие сегменты, вставляя их перед конечным сегментом». Совершенно то же мы находим у личинок всех исследованных брахиопод. Сначала тело разделяется на два кольца, головное и хвостовое, а затем, отделяясь от последнего, помещается между ними среднее кольцо, которое мы называем туловищным. Разница только в том, что у аннелид число средних колец постепенно увеличивается, тогда как у личинок брахиопод остается только одно среднее кольцо. Не ограничиваясь этим общим сходством расчленения тела на отделы, у тех личинок брохиопод, у которых брюшная сторона туловищного сегмента вполне развита, т. е. у родов *Argiope*, *Terebratula* и, вероятно, *Terebratulina*, на брюшной стороне этого кольца появляются четыре пучка щетинок, расположенных совершенно таким образом, как у большинства щетинногих, т. е. два пучка недалеко от серединной линии тела и два по бокам. Ближайшим примером подобного расположения щетинок может служить обыкновенный дождевой червь. Щетинки эти находятся первоначально на стенке самого туловищного сегмента (табл. I, рис. 11), и только впоследствии, при развитии мантии, они приподнимаются брюшною лопастью мантии. Присутствие щетинок на среднем, т. е. туловищном, кольце, соответствующем средним кольцам тела аннелид, и отсутствие их на головном и хвостовом кольцах служат тоже важною чертою сходства с аннелидами. Что касается способа прикрепления щетинок в теле личинки, то они помещаются так же, как у *Mitraria*, т. е. сидят на круглом, пуговчатом основании, без соединяющей их толстой, центральной, поддерживающей щетинки (acicula), и при сокращении идущих к ним мышц расставляются по всем направлениям. Приемы личинки при движении щетинками мне совершенно напоминали соответствующие движения *Mitraria;* разница остается,

конечно, та, что у *Mitraria* два пучка, а у личинок брахиопод — четыре.

Отсутствие щетинок у личинок *Thecidium* я объясняю себе вообще слабым развитием брюшной стороны тела этих личинок, а это в свою очередь, как было указано выше, обусловливается отсутствием стебелька, а следовательно и его мышц, занимающих у личинок других брахиопод всю брюшную сторону туловищного сегмента.

Впоследствии, при развитии мантии, щетинки приподымаются ею и тогда уже помещаются не собственно на стенках туловищного сегмента, а на его прибавке; в этом положении они отличаются от расположения их у кольчатых червей, но при этом не следует забывать, что это положение, так сказать, — вторичное, обусловленное требованиями образа жизни и организацией самой брахиоподы, столь отличной по наружному виду от обыкновенного червя.

Присутствие щетинок у зародышей брахиопод и притом в таком же относительном положении, как у многих кольчатых червей, служит нам одним из капитальных и важных доказательств близкого сродства этих обоих классов. Несмотря на то, что теперь известны личинки почти всех отрядов беспозвоночных животных, мы не знаем ни одной личинки моллюсков, иглокожих и даже личинки других классов червей, у которой бы встретились щетинки; * напротив того, мы находим, что все личинки щетиноногих червей, обыкновенно с самых ранних стадий развития, снабжены уже четырьмя или двумя пучками щетинок.

На основании, следовательно, с одной стороны, этих исключающих, отрицательных признаков (отсутствие щетинок у личинок других отрядов беспозвоночных), а с другой, положительных (присутствие щетинок у личинок всех щетиноногих червей) мы должны рассматривать личинок брахиопод за личинок весьма сходных с личинками кольчатых червей вообще.[64]

Но как ни важны для нас те наружные признаки сходства

* Крючки у зародышей ленточных глистов ничего общего с щетинками не имеют.

личинок обоих классов, т. е. брахиопод и щетинаногих червей, мы постараемся сравнить еще и внутреннюю организацию личинок. К сожалению, мы не имеем достаточно полных исследований личинок аннелид, особенно исследований, касающихся их внутренней организации. Несмотря на множество описанных личинок, авторы ограничивались преимущественно описанием наружной формы расположения и появления щетинок и разве только мельком упоминали о внутренней организации личинок и об относительном расположении их органов. Поэтому для более точного сравнения расположения органов в личинках аннелид и брахиопод я буду ссылаться для аннелид на расположение этих органов у взрослых аннелид и на мою статью о развитии дождевых червей. В видах же этого сравнения я приготовил несколько поперечных разрезов личинок *Nerine* из различных стадий развития и позволю себе также ссылаться на них, так как расположение мышечных пучков у личинок аннелид и главным образом их относительное развитие значительно отличается от их расположения у взрослых форм.

Пищеварительный канал личинки брахиоподы, как это видно из рис. 16, *d*, табл. II, не лежит по самой середине тела, а плотно прижат к спинной стенке кольца. По бокам он окружен эпителиальным слоем внутренней пластинки среднего листа, опускающейся книзу в виде брыжейки, на которой висит пищеварительный канал. У взрослой брахиоподы пищеварительный канал удаляется несколько от спинной стенки тела, и здесь тоже появляется верхняя пластинка брыжейки, так что весь канал поддерживается в своем положении двумя брыжжеечными пластинками — спинною и брюшною. У зародышей и личинок аннелид и затем у взрослых форм мы встречаем совершенно соответствующие отношения, именно, у зародышей, напр. дождевого червя,* или *Euaxes*,** мы находим, что пище-

* A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmer und Arthropoden. Mém. de l'Acad. Im. de St. Petersb., v. XVI, No 12, 1871, Табл. VII, рис. 26 и 28.

** L. c., табл. V, рис. 40 и 41.

варительный канал, отделенный от брюшной стенки тела обеими пластинками среднего листа, на спинной стороне плотно и непосредственно прилегает к верхнему листу. То же мы находим и у большинства плавающих личинок аннелид, как это, напр., прекрасно видно на молодой личинке *Capitella capitata* * и на разрезе молодой личинки *Nerine cirratulus* Cl. M.

У последней, несмотря уже на появляющиеся пучки продольных спинных мышц, все мышцы еще совершенно сдвинуты к бокам, а пищеварительный канал плотно прилегает к коже на спинной стороне личинки, следовательно, отношения — совершенно сходные с теми, какие мы находим у личинок *Argiope*, судя по рис. 16, табл. II. У развитых же аннелид пищеварительный канал висит на таких же двух мезентериальных перегородках, как и у развитой брахиоподы, и точно так же окружен тонким слоем брыжейки. Таким образом, отношение пищеварительного канала как у личинок, так и у развитых, взрослых форм обоих классов совершенно однообразно. Полость тела разделена у личинок брахиопод только брюшной мезентериальной перегородкой, у взрослых же форм еще и спинной, совершенно так же как и у кольчатых червей.

Теперь нам остается рассмотреть и сравнить мышечную систему личинок брахиопод с таковою же личинок аннелид. Относительно мышечной системы последних я почти не нахожу в литературе сколько-нибудь определенных данных. На поперечных разрезах личинок *Nerine* я всегда отличал следующие мышцы: во-первых, весьма тонкий, существующий, кажется, только по бокам тела, слой круговых мышечных волокон; затем на брюшной стороне, по бокам зачаточной нервной системы, еще не дифференцировавшейся от верхнего (кожного) листа, — две брюшные мышечные ленты, самые развитые мышцы личинки. Затем на спинной стороне тела, почти прямо против брюшных продольных лент, но только ближе к боковым

* Ed. Claparède u. Metschnikoff. Beiträge zur Kenntniss d. Entw. d. Chaetopoden. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, S. 191 Taf. XVII, Fig. 2*A* u. 2*B*.

углам тела, тоже два продольных пучка, или две продольные ленты. Это главные мышцы тела, и они встречаются и у большинства взрослых аннелид, только более развитыми и ближе пододвинутыми к серединной линии. Чтобы сослаться на какой-либо уже известный рисунок, я укажу на мой рисунок разреза сагитты * и на схематический разрез кольчатого червя, приведенный Геккелем,** где эти мышцы расположены сходно с тем, что мы находим у личинок, и, сколько я знаю, у большинства взрослых аннелид. Одним словом, продольные мышцы аннелид состоят вообще из двух брюшных и двух спинных лент, лежащих симметрично относительно серединной линии тела. Затем, кроме этих мышц, мы всегда находим еще по два боковых пучка мышц, идущих к двум боковым пучкам щетинок, и, наконец, более или менее развитые мышцы в сегментарных перегородках.

Попробуем теперь сравнить с этими уже известными мышцами мышцы личинок брахиопод и самих брахиопод, так как мышцы у них одни и те же. Поперечных или круговых мышц я у личинок брахиопод не нашел и поэтому мы от них абстрагируемся. Прежде всего мы сравним мышцы щетинок, так как это всего яснее. Мышцы, идущие к щетинкам, как личинок брахиопод, так и молодых брахиопод в первое время после превращения я считаю гомологичными щетиночным мышцам аннелид, а так как они непосредственно, после отпадения щетинок, переходят в замыкателей раковины брахиоподы, то я и считаю совершенно правильным сравнивать с мышцами аннелид.

Таким образом, по моему мнению, замыкатели раковины брахиопод будут гомологами мышц, идущих к щетинкам у аннелид.

Дальше, у личинок мы встречаем две сильно развитые брюшные мышцы, *ms* (табл. II, рис. 15), идущие от брюшной стороны туловищного сегмента к хвостовому. Эти мышцы на разрезе (табл. II, рис. 16) оказываются лежащими подле утол-

* L. c., Taf. II, Fig. 17 u. 20.

** Haeckel. Gastrea-Theorie. Taf. I, Fig. 15.

щений кожи туловищного сегмента и, очевидно, соответствуют обеим брюшным продольным мышечным лентам аннелид. Эти мышцы превращаются в брюшные мышцы стебелька брахиоподы, т. е. мышцы, идущие от брюшной раковины к стебельку. Их я поэтому и сравниваю с брюшными продольными мышцами аннелид. Спинных продольных мышц у личинок я не нашел, точно так же как не нашел их и у молодых *Argiope*, но зато видел с совершенною ясностью спинные мышцы стебелька у молодых *Terebratula* (см. рис. 36, *ms*, табл. VIII). У *Terebratula* эти мышцы выступают с необыкновенною ясностью и по размерам не уступают брюшным мышцам стебелька. Очень вероятно, что при новом исследовании и обращая внимание на этот пункт, я найду эти мышцы и у личинок *Terebratula*, мышечная система которых не была мною точнее исследована, так как она мне показалась во всем сходною с мышечной системой личинок *Argiope*. Как бы там ни было, но если брюшные мышцы стебелька мы сравниваем с брюшными продольными мышечными лентами аннелид, то обе спинные мышцы стебелька, идущие от спинной раковины к стебельку, мы должны сравнить с спинными продольными мышечными лентами аннелид.

Таким образом, главные мышцы брахиопод сводятся просто на главные мышцы щетиночных кольчатых червей. Спинные и брюшные мышцы стебелька брахиопод соответствуют спинным и брюшным продольным мышечным лентам аннелид; замыкатели брахиопод соответствуют мышцам, идущим к щетинкам у аннелид. Теперь остается только рассмотреть гомологов отмыкателей.

Эти мышцы или, по крайней мере, их средняя пара, видны еще и у личинки (*md*, рис. 15 и 16, табл. II), но я не могу подыскать соответствующие им мышцы у аннелид и высказываю только предположение, что их, быть может, можно сравнивать с мышцами сегментарных перегородок; это предположение я основываю на том, что как те, так и другие мышцы лежат на самом заднем конце туловищного сегмента.

Этим мы покуда ограничимся в сравнении органов личинки с соответствующими органами аннелид, и я полагаю теперь будет уместным подвергнуть такому же сравнению и органы взрослой брахиоподы. Что касается внутренних органов, то мы их уже рассмотрели почти все, за исключением нервной системы и органов выделения. Что касается первой, то относительно ее я не имею самостоятельных наблюдений, а по указанию прежних исследователей она состоит из головного, спинного, узла и боковых коммиссур, окружающих пищепровод; коммиссуры или соединяются на брюшной стороне пищепровода в полное глоточное кольцо, или, как у *Thecidium*, не соединяются на брюшной стороне, и тогда нервная система сохраняет тот тип, который мы встречаем у планарий. Органы чувств у взрослых брахиопод были до сих пор не известны; глаза я видел только у *Megerlea truncata*, они помещаются между жабрами. Из этого весьма общего очерка мы уже видим, однако, что нервная система не дает нам покуда каких-либо определенных данных о ближайшем родстве брахиопод.

Что касается затем половых желез и их выводных каналов, т. н. яйцеводов, то ни в чем кажется так ясно не выражается аннелидность брахиопод, как именно в расположении этих органов. Половые железы помещаются в полости тела и, как это уже давно известно и в чем я и сам убедился особенно ясно на поперечных разрезах взрослых *Argiope*, висят на мезентериальной перепонке. Половые продукты, разрастаясь, раздувают стенки этой перепонки, висят на ней в виде выдающихся, более или менее сложных гроздей, затем отрываются и падают в полость тела; отсюда они поступают в воронкообразное внутреннее отверстие яйцевода и ведутся наружу.

Стенки яйцевода представляются простыми мерцательными эпителиальными клетками, без всяких конкрементов и поэтому могут быть сравниваемы во всех чертах с сегментарными органами аннелид. Таким образом, и яичники и сегментар-

ные органы, так называемые яйцеводы брахиопод, служат нам еще одним из доказательств правильности сближения брахиопод с аннелидами.

Теперь нам остается рассмотреть строение и развитие жабр и сравнить их с соответствующими органами червей. Это оказывается, однако, делом довольно трудным; жабры и затем раковина принадлежат к образованиям, появляющимся весьма поздно, далеко спустя после превращения, и, не встречаясь в личиночной жизни, должны и значительнее отличаться от соответствующих образований у аннелид. Да и, наконец, появление и дальнейшее развитие жабр далеко еще не выяснено как для брахиопод, так и для аннелид. Если мы примем за тип образования жабр у брахиопод тот способ образования, который описан мною для *Argiope*, т. е. появление четырех жабр на спинной лопасти мантии (спинной складки кожи туловищного сегмента), то мы могли бы их сравнить с жабрами, вырастающими у многих аннелид на спинной стороне колец тела, одним словом с жабрами спинножаберных (*Eunice*, *Nerine* и т. п.) аннелид. То обстоятельство, что жабры появляются и помещаются всегда на спинной лопасти мантии и что последняя представляет складку кожи спинной стороны сегмента, говорит, повидимому, в пользу такого сравнения. Что жабры появляются впоследствии в большом числе и располагаются весьма разнообразно, нисколько не противоречит нашему сравнению, так как все эти изменения должны быть принимаемы за результат последующих изменений вследствие приспособлений к особым условиям жизни. Но при этом рождается еще вопрос, не могут ли быть сравниваемы жабры головожаберных аннелид с жабрами брахиопод.

Судя по наблюдениям над *Argiope*, это сравнение, по крайней мере для жабр, развивающихся по этому типу, вряд ли возможно; вопрос же, не развиваются ли жабры *Thecidium* как простые отростки головного сегмента, я не могу покуда решить. Также следует еще упомянуть и о том, что у единственной молодой *Terebratulina*, которая мне попалась, я видел

два щупальца (табл. VIII, рис. 40, *b*), помещающиеся около самого ротового отверстия, по всей вероятности представляющие отростки головы и, может быть, зачатки жабр. Нет ничего невероятного, что жабры могут быть в одном случае, у одних брахиопод, отростками головного сегмента, в другом случае — чистыми отростками мантии, т. е. прибавками туловищного сегмента; это различие мне кажется несущественным, поэтому и жабры брахиопод вообще могут быть сравниваемы с жабрами аннелид.

Далеко труднее решить вопрос относительно раковины, и я покуда не могу придумать, с чем бы ее можно сравнить у червей.

Известковые стенки трубчатых червей представляют органы уже совершенно обособленные от животного и поэтому не могут быть нисколько сравниваемы с раковиною брахиопод, а покуда это единственное образование, которому мы не можем найти гомолога у червей, и остается ждать новых исследований. Но одно существование раковины, притом совершенно не гомологичной раковине пластинчатожаберных, нисколько не может приближать брахиопод к моллюскам. Раковина брахиопод не только по положению, но и по своей структуре не имеет ничего общего с раковиною двустворчатых, точно так же как, напр., раковина многокамерных (*Polythalamia*) или раковина усоногих раков никем не будет рассматриваться за гомолог раковины моллюсков.

Раковина есть орган наружный и, как уже известно из приведенного выше примера, ничуть не указывающий на гомологию; форма раковины есть результат одинаковых жизненных условий, и животные самых разнообразных типов, как-то: многокамерные и улитки, с одной стороны, усоногие, пластинчатожаберные и брахиоподы — с другой, имеют раковины сходные. У первых двух классов, многокамерных и улиток, мы видим одинаковый способ движения — медленное таскание своего твердого панцырного покрова, и это, очевидно, составляет главное механическое условие развития спирально изви-

той раковины.* Для животных, сидящих неподвижно на одном месте, панцырь играет роль только защищающей пластинки, и отверстия в нем служат только для прохода необходимой пищи. Чем больше отверстие, тем более и свободный доступ имеют плавающие в воде питательные частицы, но тем больше и опасность, а поэтому по возможности широкая щель при отсутствии опасности и совершенное ее уничтожение при наступлении опасности будут двумя условиями, вероятно обусловливающими развитие двух створок у многих сидящих на дне моря животных. Даже у одной из асцидий, *Chevreullius callensis*, открытой Лаказ-Дютье, тоже найдена двустворчатая раковина.

Не отказываясь от надежды найти между аннелидами гомолога раковине, представляющей, по-моему, просто отвердевший наружный покров, в котором впоследствии отлагается и известь, я, однако, думаю, что для поровых канальцев мы уже можем подыскать нечто сходное у аннелид. Поровые канальцы у брахиопод представляют простые, обыкновенно слепые отростки наружной эпителиальной оболочки мантии; смотря по их длине, они бывают или цилиндрическими, или колбовидными и стебельчатыми и всегда лежат в толще самой раковины. В тех случаях, когда раковина растворена, они выступают с необыкновенною ясностью и во многих отношениях напоминают выступы, встречающиеся в надкожном студенистом слое хлорем.** Очень возможно, что между этими стебельчатыми органами хлорем и даже студенистым покровом этих червей, совершенно не отделимом от кожи животного, и раковиною с поровыми канальцами брахиопод существует гомология; общее же сходство во всяком случае есть.

На основании всего сказанного, я думаю, можно вывести заключение, что сходство не только в главных чертах организации, но даже и во второстепенных между аннелидами

* Даже личинки некоторых фриганид строят себе из песчинок спирально извитую раковину.

** E. Claparède. Annelides Chaetopodes du Golfe de Naples, p. 369, Pl. 25, Fig. 2, *A*, 3, *c*.

и брахиоподами огромное. Все внутренние органы, включая сюда пищеварительный канал, поддерживаемый брыжейкой, нервная и мышечная система, половые и сегментарные органы совершенно однообразно устроены и находятся в совершенно том же относительном положении; затем другие органы, как жабры и стебелек, сводятся весьма ясными доказательствами на жабры и хвостовой сегмент аннелид, и только раковина не поддается покуда более точным сравнениям. Единственное различие с аннелидами заключается в том, что у брахиопод существует, кроме головного и хвостового колец личинки, только одно туловищное кольцо, а у аннелид их развивается много. Различие, очевидно, совершенно количественное, а не качественное и, следовательно, не имеющее значения для вывода гомологий.

Разобрав таким образом сходство не только в строении личинок, но и в организации брахиопод и аннелид, нам остается рассмотреть теперь вопрос, какое же положение в системе животного царства должны занять брахиоподы.

О том, что они не имеют ничего общего как с пластинчатожаберными, так и с другими моллюсками, вообще после всего сказанного нечего и говорить; между теми и другими существует общее наружное сходство, обусловленное однообразными условиями жизни, никак не более.

Решительно можно сказать, что нет ни одного органа, расположение которого было бы сходно; ни положение пищеварительного канала, ни положение половых и сегментарных органов, ни расположение жабр, ни строение и положение раковин не представляют ни одной сходной черты, напротив, существование ноги у всех моллюсков совершенно отделяет их от брахиопод и червей. Кроме чисто анатомических признаков, весь ход эмбриологического и личиночного развития говорит крайне ясно против всякого сближения с типом моллюсков. Основывать что-либо только на присутствии раковины вряд ли кто станет, так как на подобном основании пришлось бы отнести политалямий к улиткам. Отказавшись, таким образом, от отне

сения брахиопод к моллюскам, так как между ними нет ни одной общей черты ни в организации, ни в развитии, ни в относительном расположении органов, нам предстоит рассмотреть, какое положение должны занять брахиоподы в типе червей, с одним из классов которого, с аннелидами, они представляют такое огромное сходство как по строению и относительному расположению органов, так и по развитию.

Если только выше приведенные данные убедительны и мы должны отнести брахиопод к червям, то у нас остается только один вопрос: должны ли быть брахиоподы рассматриваемы за самостоятельный класс этого типа или они имеют только право на значение отряда в классе аннелид? Этот вопрос, я полагаю, может быть разрешен только сравнением с теми различиями, на основании которых отделяют классы в типе червей. Известно, что в типе червей теперь отличают следующие главные классы: 1) Плоские черви (*Platodes*); 2) Круглые черви (*Nematodes*); * 3) Мшанки (*Bryozoa*); 4) Коловратки (*Rotatoria*); 5) Кольчатые черви (*Annelides*); 6) Гефиреи (*Gephyrea*); 7) Оболочники (*Tunicata*) и еще два-три не вполне установленных класса. Значительность различия между всеми этими классами всем известна, и, следовательно, наш вопрос состоит в том, чтобы решить, такое ли, напр., находится различие в организации брахиопод и кольчатых червей, какое существует между последними и, напр., коловратками, мшанками, круглыми и плоскими червями.

Различие представителей первых четырех классов от класса кольчатых червей до того значительно, что не может быть и сравниваемо с теми весьма несущественными и чисто количественными различиями, которые замечаются между кольчатыми червями и брахиоподами. Между представителями этих четырех классов и аннелидами нет ни того однообразия в положении пищеварительного канала и в положении органов размножения и выделения (сегментарных органов), ни сходства

* Сагитту я считаю за форму, принадлежащую к классу аннелид.

мышечной системы, ни однообразия в относительном расположении органов, которые мы находим у брахиопод и аннелид. На основании сравнений относительного различия между классами типа червей и различия между аннелидами и брахиоподами мы должны отнести последних к классу аннелид, с представителями которого они сходны во всех чертах своей организации и развития. Против этого отнесения, мне кажется, могло бы несколько говорить только то, что гефирей ставят в отдельный класс, отделяя их от аннелид. Хотя я, однако, и полагаю, что гефиреи должны бы быть поставлены к классу аннелид, но все же несомненно, что различие между ними и аннелидами больше отличия последних от брахиопод. Взвесив, таким образом, все про и контра, я полагаю, что брахиоподы должны быть рассматриваемы за простой отряд аннелид, имеющий с щетиноногими аннелидами (*Chaetopodes*) более сходства, нежели, напр., пиявки (*Discophori*).

Если мое воззрение на брахиопод будет принято и они будут выделены из типа моллюсков и отнесены к кольчатым червям, то мы, помимо того, что дадим им соответствующее их организации место в системе, еще и очистим тип моллюсков от присоединения к нему совершенно чуждых форм. Тип моллюсков без присоединения туда брахиопод и т. н. *Molluscoidea* остается такою определенною и естественною группою, для представителей которой присутствие ноги, паруса, мантии и простой или двулопастной раковины у всех зародышей будет служить самым общим признаком.

Первая часть моей статьи была уже напечатана, когда я благодаря посредничеству одного знакомого получил на несколько дней для прочтения новое исследование Морза,* присланное из Берлина от г. Мартенса. Под впечатлением высказанных американским ученым взглядов был написан конец моего общего обзора, хотя я и сам раньше на основании гомоло-

* Ed. S. Morse. On the systematic position of the Brachiopoda. From the Proc. of the Boston Soc. of Natural History, v. XV, March, 1873.

гии мышц и щетинок пришел к воззрению, что брахиоподы стоят близко к щетиноногим аннелидам.

Американский ученый, основываясь на весьма неполных эмбриологических данных Лаказ-Дютье и своих, опираясь главным образом на организацию взрослых брахиопод и преимущественно рода *Lingula*, приходит совершенно к тем же выводам, к которым пришел и я на основании более подробных эмбриологических исследований. Из этой же статьи я узнал, что уже 25 лет тому назад это же воззрение высказано и постоянно поддерживается гениальным и проницательным датским зоологом Стенструпом, который в записках Датской академии за 1848 год на стр. 54 доказывает, что брахиоподы должны быть совершенно отделены от пластинчатожаберных и отнесены к червям и притом к аннелидам. Таким образом и помимо тех доказательств, которые приведены мною на основании гомологии мышечной системы и существования щетинок, вопрос о принадлежности брахиопод к аннелидам был разрешен уже давно таким замечательным ученым, как Стенструп. Правда, его воззрение не только не встретило ни малейшей поддержки, но и осталось совершенно неизвестным большинству ученых и писателей, даже специально работавших над брахиоподами, как Ганкок, Лаказ-Дютье, Гексли, которые совершенно не упоминают об этом взгляде Стенструпа.

Морз, рассматривая сходство в строении брахиопод и червей, основывает многие из своих выводов на строении *Lingula pyramidata*, которая снабжена необыкновенно длинным стебельком, строит им такие же трубки из слепленных песчинок, как это делают *Teredella* и другие морские аннелиды. Затем он приводит поперечный разрез тела той же *Lingula*, который до мельчайших деталей сходен с поперечным разрезом любой аннелиды. Посередине полости тела висит на мезентериальных перегородках кишка; снизу в полости тела лежит сегментарный орган; в стенках тела по обеим сторонам находятся по два выдающихся выступа кожи, в которых помещается по пучку щетинок; — одним словом, совершенный разрез аннелиды.

Подыскивая у аннелид образования, соответствующие мантии брахиопод, он останавливается на воротнике трубчатых червей родов *Serpula* и *Spirorbis* и сравнивает жабры брахиопод прямо с жабрами головожаберных червей, у которых они расположены или в виде простого круга, или тоже приподымаются в виде двух спиралей. На основании этих соображений он ставит брахиопод по близости к родам *Serpula*, *Sabella* и *Protula*.

Таким образом, на брахиоподах мы видим весьма наглядный пример, насколько эмбриологические данные необходимы для точного определения положения животных в системе. Два исследователя, Морз и я, едва затронули этот вопрос, едва получили первые результаты о развитии и форме личинок; сейчас масса известных уже из анатомии брахиопод фактов осветилась новым светом.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *ARGIOPE*

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. Яйцо после сегментации: *h* — сегментационная полость; *z* — окружающие ее клетки бластодермы. Увел. 156.

Рис. 2. Углубление бластодермы одной стороны яйца, причем углубление в верхней части далеко сильнее, нежели в нижней. Увел. 156.

Рис. 3. Рисунок оптического разреза того же зародыша из верхней его части: *h* — щель, соответствующая сжатой сегментационной полости.

Рис. 4. Яйцо после углубления одной половины бластодермы: *d* — полость, образовавшаяся углублением; *a* — отверстие от углубления; *o* — верхний зародышевый лист; *u* — нижний зародышевый лист. Увел. 156.

Рис. 5. Тот же зародыш со спинной стороны: *a* — отверстие от углубления. Увел. 156.

Рис. 6. Нижний зародышевый лист и окружаемая им полость подразделились двумя перетяжками на три лопасти: *a* — остаток отверстия от углубления; *dh* — полость кишечного зачатка; *lh* — полость тела; *a'* — проход, при посредстве которого средняя полость сообщается с боковыми. Увел. 156.

Рис. 7. Тот же зародыш в оптическом поперечном разрезе, проходящем через отверстие от углубления: *a* — отверстие от углубления; *n* — несколько выдающиеся из общего ряда клетки; *dh* — полость кишечного канала; *lh* — полость тела. Увел. 156.

Рис. 8. Обозначения те же: *mh* — кожномышечная пластинка среднего листа; *md* — кишечноволокнистая пластинка среднего листа. Тело зародыша подразделилось перетяжкою на две части. Увел. 156.

Рис. 9. Поперечный разрез через задний конец зародыша, представленного на рис. 8: *db* — кишечножелезистый лист; *mh* — кожномышечная, *md* — кишечноволокнистая пластинка среднего листа; *lh* — полость тела. Увел. 250.

Рис. 10. Разрез через передний конец того же зародыша; *n* — слой клеток верхнего листа. Увел. 250.

Рис. 11. Второй сегмент зародыша подразделился перетяжкою на две части: *1* — головной, *2* — туловищный и *3* — хвостовой сегменты зародыша; *b* — пучки щетинок. Увел. 156.

Рис. 12. *m* — подымающаяся складка кожи вместе с щетинками; *p* — серединная линия, у которой складки *m*, первоначально отдельные, переходят друг в друга. Увел. 156.

ТАБЛИЦА II

Рис. 13. Зародыш сзади: складка мантии уже покрывает часть хвостового сегмента: *b* — пучки щетинок. Зародыш срисован с брюшной стороны. Увел. 156.

Рис. 14. Тот же зародыш со спинной стороны: *oc* — зачаток глаз; *b* — боковые пучки щетинок. Увел. 156.

Рис. 15. Вполне зрелая, свободно плавающая личинка: *oc* — глаза; *r* — край головного сегмента; *s* — стержень, которым головной сегмент соединяется с туловищным; *mt* — мантия; *d* — зачаток кишки; *b* — мезентерий; *l* — лопасть мантии, покрывающая хвостовой сегмент; *md* — мышцы, идущие от спинной к брюшной стороне тела личинки; *ms* — брюшные мышцы; *f* — мышцы головного сегмента; *bn* — щетинки. Увел. 193.

Рис. 16. Поперечный разрез через туловищный сегмент личинки: *n* — наружный эпителий мантии; *i* — внутренний эпителий мантии; *d* — зачаток пищеварительного канала; *b* — мезентериальная оболочка; *ms* — разрез мышцы, идущий к стебельку; *h* — утолщение кожи на брюшной стороне личинки. Увел. 250.

Рис. 17. Личинка, сильно подтянувшая мантию; рисунок сделан с просветленного креозотом препарата: *mt* — мантия; *n* — наружная, *i* — внутренняя оболочка мантии; *r* — кружкообразные утолщения наружной поверхности мантии, на которых помещаются щетинки; *d* — зачаток кишки; *z* — лежащие около него мышцы, дающие с каждой стороны по два пучка к щетинкам; *md* — будущие отмыкатели; *ms* — брюшная мышца стебелька; *b* — мезентериальная пластинка, разделяющая полость тела на две половины, правую и левую. Увел. 193.

Рис. 18. Личинка *Argiope*, подтянувшая мантию и расставившая сильно щетинки при встрече с препятствием *t* — туловищный, *s* — хвостовой сегмент; *b* — щетинки.

ТАБЛИЦА III

Рис. 19. Срисован с живой, прикрепляющейся личинки; обе лопасти мантии переворачиваются на голову: *p* — пигментные пятна вокруг края головного сегмента. Увел. 193.

Рис. 20. Молодая *Argiope* сейчас же после превращения: *b* — щетинки; *o* — глаза; *z'* и *z''* — мышцы, идущие к месту прикрепления щетинок. Обозначения те же, что и на рис. 17. Увел. 193.

Рис. 21. Молодая брахиопода, потерявшая уже щетинки; *b* — первые четыре бородавчатые жабры, каждая окружает полость; *o* — остатки глаз; *oe* — пищепровод; *d* — желудок; *z* — зубчик нижней раковины; *r* — туловищный сегмент; *st* — стебелек. Увел. 193.

Рис. 21'. Молодая брахиопода с 10 еще не вполне развитыми жабрами. Обозначения те же. Увел. 122.

Рис. 22. Далеко более развитая брахиопода: *b* — жабры; *f* — мышечный пучок жабры, лежащий на внутренней стороне; *t* — остаток головы и в ней пищепровод; *d* — желудок; *z'* и *z''* — оба замыкателя; *ms* — брюшная мышца стебелька, идущая от внутренней поверхности брюшной раковины; *md* — мышца, идущая от брюшной раковины к заднему концу спинной раковины — отмыкатели: *st* — стебелек. Увел. 122.

ТАБЛИЦА IV

Рис. 23. Раковина молодой *Argiope*, рассматриваемая с брюшной стороны и имеющая от 1 до 6 концентрических кругов, указывающих на нарастание раковины: *r* — край; *g* — первый ряд поровых канальцев; *st* — стебелек. Увел. 70.

Рис. 24. Та же брахиопода, рассматриваемая со спинной стороны: *a* — задний край спинной раковины; *z* — зубец брюшной раковины, вдающийся в углубление спинной; *a'* — задний край брюшной раковины; *r* — остаток туловищного сегмента. Увел. 70.

Рис. 25. Внутренние органы той же брахиоподы с брюшной стороны; раковина растворена: *b* — жабры; *a* — выступ, соответствующий вырастающему гребню на внутренней поверхности спинной раковины; *z'* и *z''* — оба замыкателя; *md* — средний отмыкатель; *ms* — брюшная мышца стебелька. Увел. 70.

Рис. 26. Та же брахиопода со спинной стороны, *md* — средний отмыкатель: *md'* — крайний отмыкатель; *oe* — пищепровод; *l* — печень; *z'* и *z''* — оба замыкателя; *c* — задний, несколько выдающийся край спинной раковины; *d'* — задние волокна бокового отмыкателя. Увел. 70.

Рис. 27. Вполне развитая *Argiope neapolitana*. Лопасти мантии раскрыты и раковина растворена: *A* — верхняя или спинная лопасть мантии. С левой стороны жабры нарисованы почти в полном числе, в правой половине указаны только их основания, чтобы не затемнять внутренних органов; *A*: *o* — ротовое отверстие; *m* — желудок

и книзу от него слепая кишка; *f* — лопасти печени; *a* — основания жабр; *c* — вертикальная складка кожи, идущая недалеко от основания жабр, вокруг всего жаберного диска; *ov* — яичник; *d* — утолщенная круговая пластинка подкожного кутикулярного слоя; *br* — подковообразно расположенные жабры; *p* — поровые канальцы, идущие от мантии. *B* — брюшная лопасть мантии; *ovd* — начинающийся воронкообразным расширением яйцевод; *es* — зародышевый мешок с зародышами на разных стадиях развития; *ms* — большая мышца стебелька, идущая от брюшной раковины; *z* — замыкатели.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *THECIDIUM*

ТАБЛИЦА V

Рис. 1. Деление яйца на два сегментационных шара. Увел. 62.

Рис. 2. Деление яйца на четыре шара. Увел. 62.

Рис. 3. Деление яйца на восемь сегментационных шаров. Увел. 62.

Рис. 4. Позднейшая стадия сегментации; несколько продолговатое яйцо прикреплено одним из своих полюсов к жабре. Увел. 82.

Рис. 5. Продольный разрез через то же яйцо. Увел. 82.

Рис. 6. Более развитая стадия; поверхность зачатка состоит из одного слоя клеток, окружающих довольно большую полость, в которой видны клетки *a*. Увел. 82.

Рис. 7. Продольный разрез зачатка, представленного на предыдущем рисунке: *c* — наружные клетки, расположенные в один ряд и окружающие находящуюся под ними полость; *a* и *b* — клетки наружного слоя, которые как будто вдаются во внутреннюю полость. Увел. 82.

Рис. 8. Уже вполне сложившийся зародыш, прикрепленный более широким головным концом при посредстве стебелька *a* к жабре; наружный слой слегка отделяется от внутренней массы. Увел. 82.

Рис. 9. Поперечный разрез зародыша, представленного на предыдущем рисунке: *dh* — полость пищеварительного канала; *d* — кишечно-железистый лист; *o* — верхний лист; *df* — кишечномышечная пластинка среднего листа; *mh* — кожномышечная пластинка среднего листа; *lh* — полость тела. Увел. 122.

Рис. 10. Зародыш, подразделенный поперечною перетяжкою на две половины: *a* — головной сегмент; *m* — просвечивающие боковые пластинки среднего листа; *d* — кишечный зачаток. Увел. 82.

Рис. 11. Более развитой зародыш: *a* — головной сегмент; *b* — туловищный; *c* — хвостовой сегмент; *m* — подымающаяся складка кожи туловищного сегмента — мантия. Увел. 82.

Рис. 12. Продольный разрез того же зародыша; разрез несколько косой, так что на брюшной стороне захвачен средний лист; обозначе-

ния те же; *d* — кишечножелезистый лист; *mb* — средний лист. Увел. 82.

Рис. 13. Более развитой зародыш *Thecidium* сверху; туловищный (средний) сегмент совершенно покрыт сверху плотно прилегающею складкою мантии. Увел. 82.

Рис. 14. Тот же зародыш с брюшной стороны; здесь видно, насколько туловищный сегмент и покрывающая его складка мантии меньше, чем на спинной стороне. Увел. 82.

ТАБЛИЦА VI

Рис. 15. Продольный разрез того же зародыша: *o* — верхний лист, значительно утолщенный в некоторых местах, в особенности у *o'*, где от него обособляются клетки, образующие сплошную клеточную массу; *s* — стебелек, которым зародыш прикреплен к жабре; *d* — кишечножелезистый лист; *m* — разрез части мантии, лежащей на спинной стороне зародыша; *m'* — разрез мантии брюшной стороны зародыша; *h* — цилиндрический эпителий, покрывающий спинную часть туловищного сегмента, покрытого мантиею; *c* — отложение зернистого вещества на внутренней поверхности цилиндрических клеток мантии — зачаток раковины. Увел. 122.

Рис. 16. Вполне вытянувшаяся зрелая личинка *Thecidium*: *a* — головной сегмент; *b* — голова с четырьмя глазами; *c* — туловищный сегмент, вполне закрытый мантиею: *d* — хвостовой сегмент. Головной и хвостовой сегменты покрыты мерцательными ресничками, тогда как на туловищном сегменте и мантии их нет. Увел. 122.

Рис. 17. Личинка *Thecidium*, стянувшаяся со спинной стороны. Увел. 122.

Рис. 18. Личинка *Thecidium*, стянувшаяся с брюшной стороны. Увел. 122.

Рис. 19. Продольный разрез через зрелую личинку *Thecidium*: *o'* — отделившиеся от верхнего листа клетки хвостового сегмента; *d* — кишечножелезистый лист; *m* и *m'* — мышечные пучки; *mt* и *mt'* — брюшная и спинная части мантии; *o* — наружный слой мантии; *i* — внутренний слой, состоящий из цилиндрических клеток, отлагающих вещество, образующее кутикулу; *hc* — цилиндрический эпителий спинной стенки туловищного сегмента, тоже отлагающий вещество, дающее хитиновую раковину. Увел. 122.

Рис. 20. Превращающаяся в брахиоподу личинка; сверху хвостового сегмента совершенно не видно, а в задней части туловищного замечаются две переходящие друг в друга темные полосы, отделенные светлым промежутком: *i* — спинная часть тела туловищного

сегмента, отлагающая раковину; *o* — внутренний слой мантии личинки, тоже отлагающий раковину. Увел. 82.

Рис. 21. Та же личинка снизу: *s* — хвостовой сегмент, которым личинка пристала к стеклу; *m* — перетяжка обеих отлагающихся раковин по серединной линии. Увел. 82.

Рис. 22. Превращение подвинулось еще дальше; со спинной стороны: *s* — раковина; *z* — задний клеточный край мантии; раковина еще покрыта сверху эпителием мантии. Увел. 82.

Рис. 23. Та же стадия снизу: *f* и *f* — распавшаяся на два круга ткань хвостового сегмента; *s* — раковина; *z* — край мантии. Увел. 82.

Рис. 24. Еще более подвинувшаяся в превращении личинка; раковина уже вывернулась наружу и покрывает сверху эпителиальные слои мантии: *s* — верхняя раковина; *s'* — задний верхний край нижней раковины; *z* — клеточный край мантии; *a* — граница между верхней и нижней раковинами; *sm* — большой боковой замыкатель; *m* — вероятно, внутренний замыкатель. Увел. 82.

Рис. 25. *Thecidium*, превратившаяся несколько часов тому назад; *o* — верхняя раковина; *u* — нижняя раковина; *k* — головной сегмент; *m* — зачаток пищеварительного канала; *s* — кольцевое утолщение мантии; *sm* — боковые замыкатели; *so* — мышцы. Увел. 82.

Рис. 26. Та же *Thecidium* снизу; значение букв то же; *ss* — два концентрические утолщения, вероятно мантии. Увел. 82.

ТАБЛИЦА VII

Рис. 27. Двадцатипятидневный *Thecidium*: *k* — головной сегмент и голова, такие же, как и у личинки; *a* — средняя известковая пластинка верхней раковины; *b* — ее отростки кпереди; *b'* — кзади; *c* — зубец и известковая пластинка в нижней раковине; *d* — желудок; *m* — пластинки среднего листа; *e* — выступ среднего листа в утолщение края мантии; *z* — наружный замыкатель; *r* — внутреннее утолщение мантии; *r'* — утолщенный край мантии; *u* — нижняя раковина. Увел. 82.

Рис. 28. Молодая *Thecidium*. Раковина растворена кислотою: *k* — остаток головы; *oe* — пищепровод; *n* — утолщения, сходящиеся наверху в точке *d*; *br* — десять бугорчатых жабр, лежащих по бокам; *bb* — две задние жабры; *a* — утолщение (кажется) среднего листа; *z* — наружный замыкатель; *z'* — внутренний замыкатель; *o* — наружный отмыкатель; *o'* — внутренний отмыкатель; *u* — задний край нижней раковины. Увел. 122.

Рис. 29. Более развитая молодая *Thecidium* с 14 жабрами; две жабры *ee* видны в виде едва выступающих бугорков. Обозначения те же, как и на предыдущем рисунке. Рисунок сделан снизу. Увел. 122.

Рис. 30. Еще более развитая *Thecidium* с 17 жабрами: *a* — непарная серединная жабра; *cc* — две новые жабры, которых не было на предыдущей описанной стадии; *p* — поровые канальцы; срисована снизу. Увел. 122.

Рис. 31. Молодая *Thecidium* с 19 жабрами; рисунок сверху: *b* — верхняя раковина; *u* — нижняя; *oe* — пищепровод; *m* — желудок с двумя боковыми печеночными выступами; *l* — полулунная пластинка. Увел. 62.

Рис. 32. Та же *Thecidium* снизу. Обозначения те же.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *TEREBRATULA MINOR* SSS.

ТАБЛИЦА VIII

Рис. 33. Рисунок живого зародыша: *a* — головной сегмент; *m* — мантия; *t* — туловищный сегмент. Увел. 122.

Рис. 34. Тот же зародыш, обработанный хромовой кислотой и затем просветленный: *a* — головной сегмент; *m* — мантия; *t* — туловищный и хвостовой сегменты, *d* — зачаток кишечного канала; *mb* — пластинки среднего листа. Увел. 122.

Рис. 35. Вполне развитая личинка: *a* — головной сегмент; *b* — мантия; *t* — туловищный, *s* — хвостовой сегмент; *br* — щетинки. Увел. 122.

Рис. 36. Молодая *Terebratula minor* сверху: *A* — верхняя раковина; *B* — нижняя раковина; *r* — утолщенный край мантии с расположенными в нем щетинками; *g* — сосуды в мантии; *p* — поровые каналы раковины; *b* — две самые спинные жабры; *b'* — две вновь вырастающие жабры; *d* — диск, вокруг которого сидят жабры (не остаток ли головы); *oe* — пищепровод; *o* — ротовое отверстие; *m* — желудок; *l* — печень; *z* и *z'* — замыкатели раковины; *ms* — спинная мышца стебелька; *st* — стебелек. Увел. 90.

Рис. 37. Та же *Brachiopoda* с брюшной стороны; снаружи видна только брюшная раковина: *ms* — брюшная мышца стебелька; *k* — задний конический отросток желудка, собственно кишка; *o* — наружный отмыкатель; *o'* — внутренний отмыкатель. Остальные обозначения, как и на предыдущем рисунке. Увел. 90.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *TEREBRATULINA CAPUT-SERPENTIS*

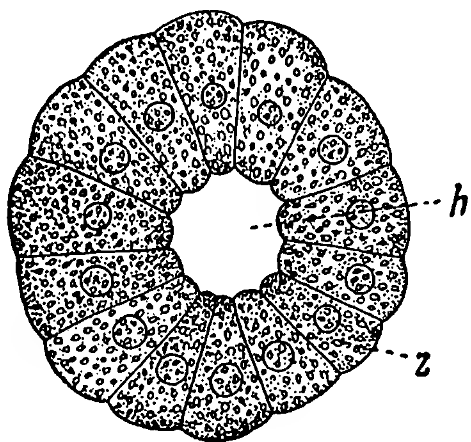
Рис. 38. Личинка *Terebratulina* срисована из статьи Морза (рис. 10): *a* — головной сегмент; *b* — мантия; *s* — хвостовой сегмент.

Рис. 39. Молодая *Terebratulina*; *st* — стебелек; *o* — верхняя раковина; *u* — нижняя раковина. Увел. 82.

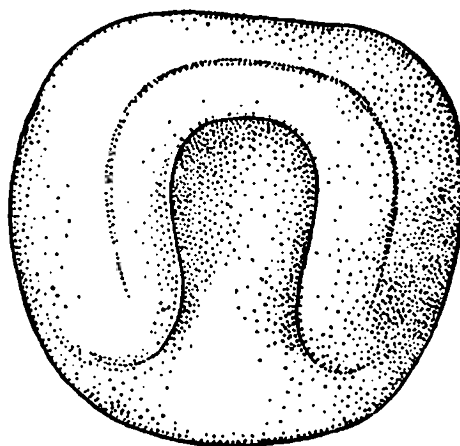
Рис. 40. Та же *Terebratulina*, при большом увеличении, с брюшной стороны: *b* — две первые жабры; *oe* — пищепровод; *m* — желудок; *pr* — призмы в раковине; *c* — концентрические круги в раковине; *p* — поровые канальцы; *ms* — брюшные мышцы стебелька; *o* — отмыкатели. Увел. 122.

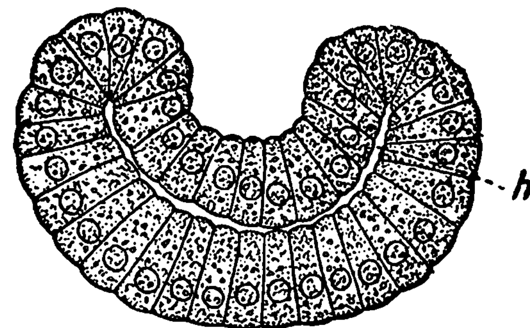
Рис. 41. Та же брахиопода со спинной стороны: *pe* — перекладина; *ms'* — спинная мышца стебелька; *st* — стебелек. Обозначения те же. Увел. 122.

ТАБЛИЦА I

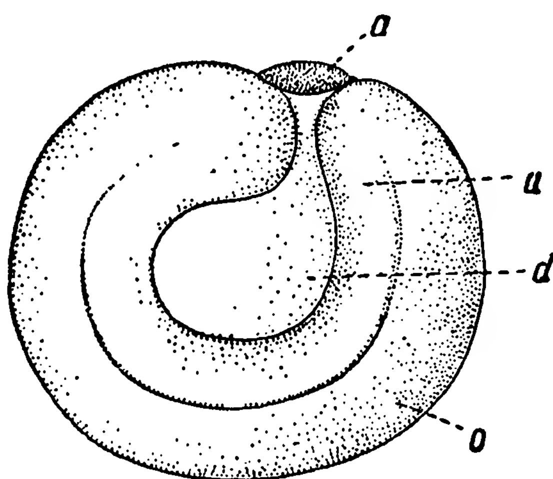


1

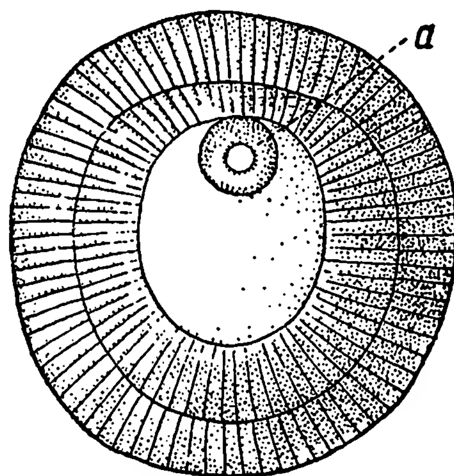

2



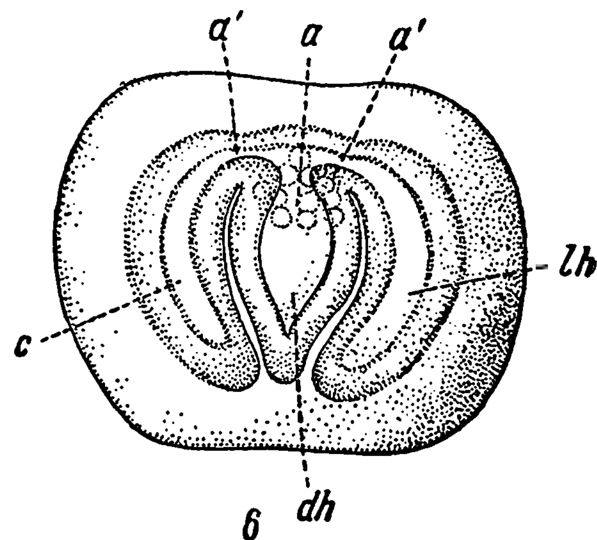
3



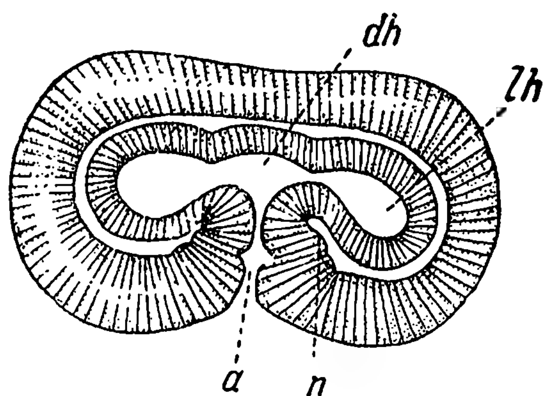
4



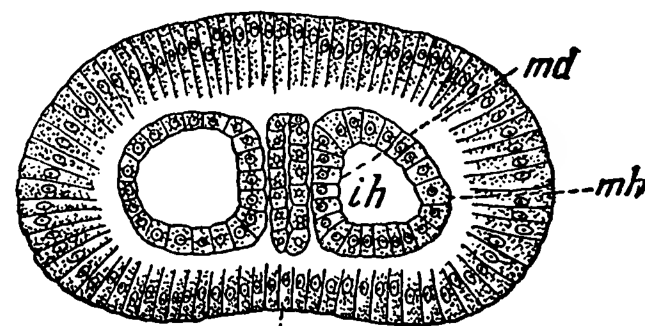
5



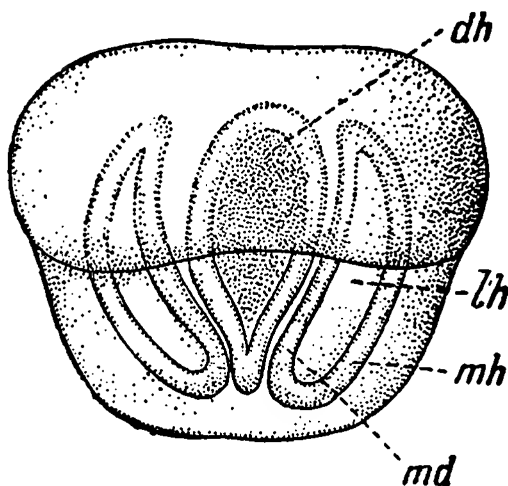
6



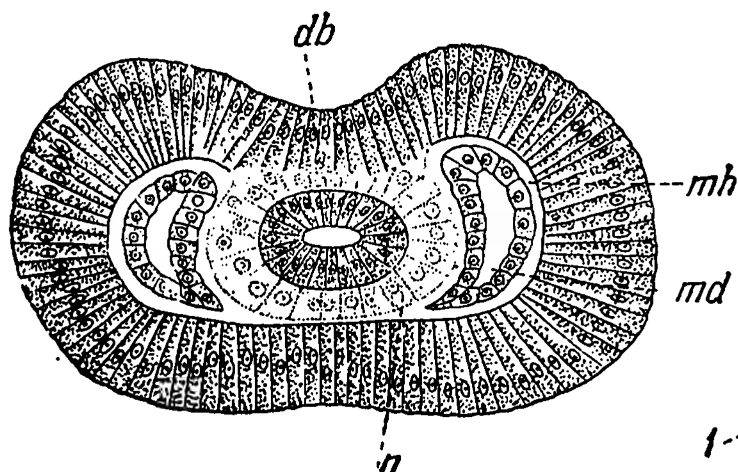
7



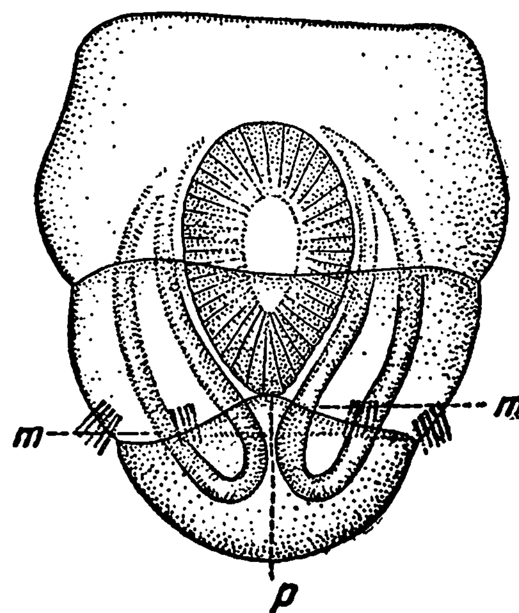
9



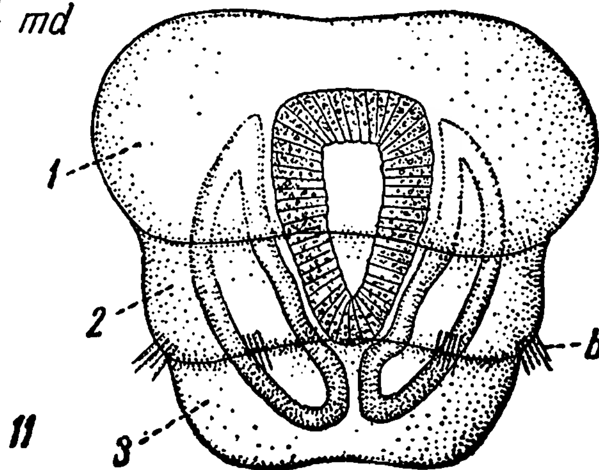
8



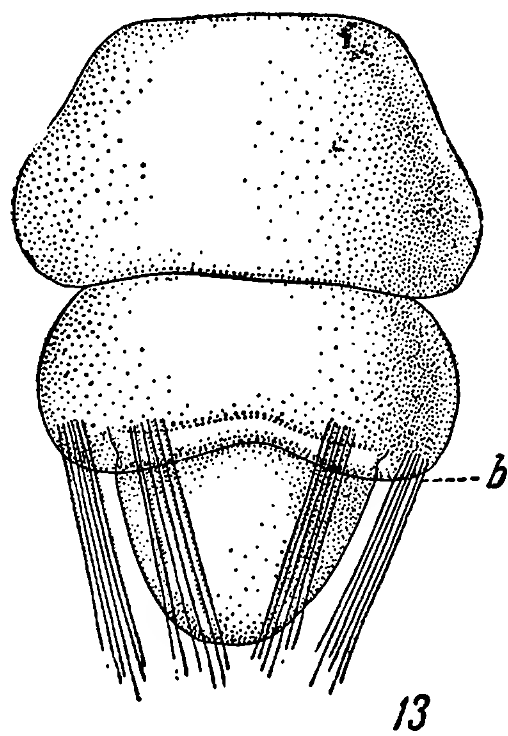
10

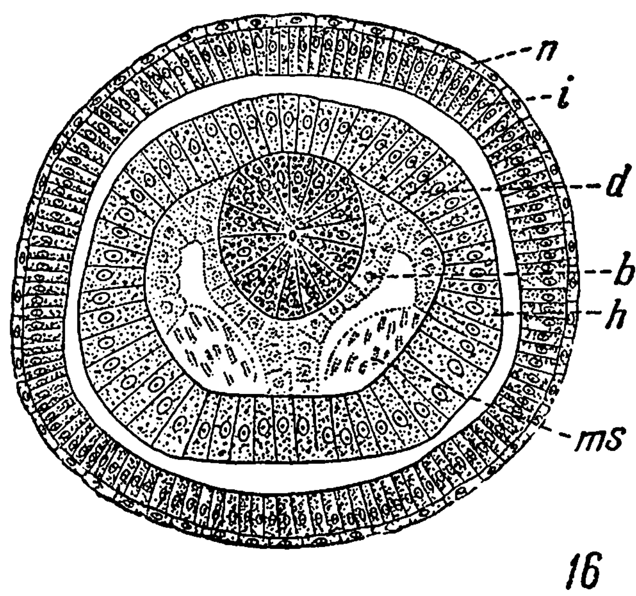


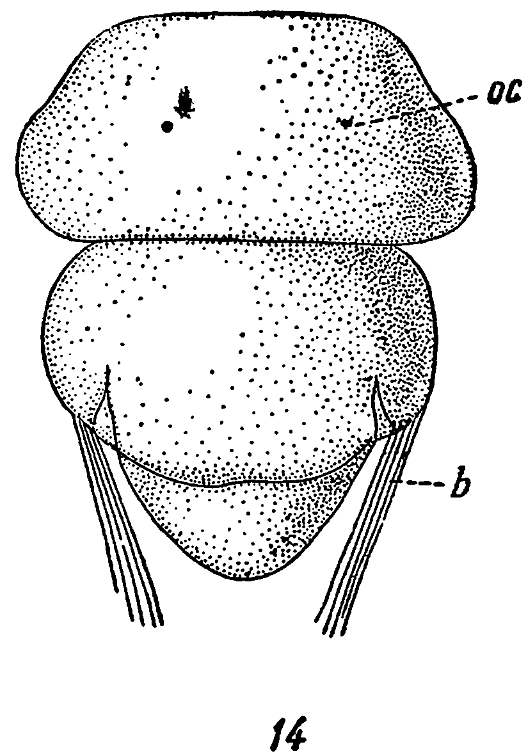
12

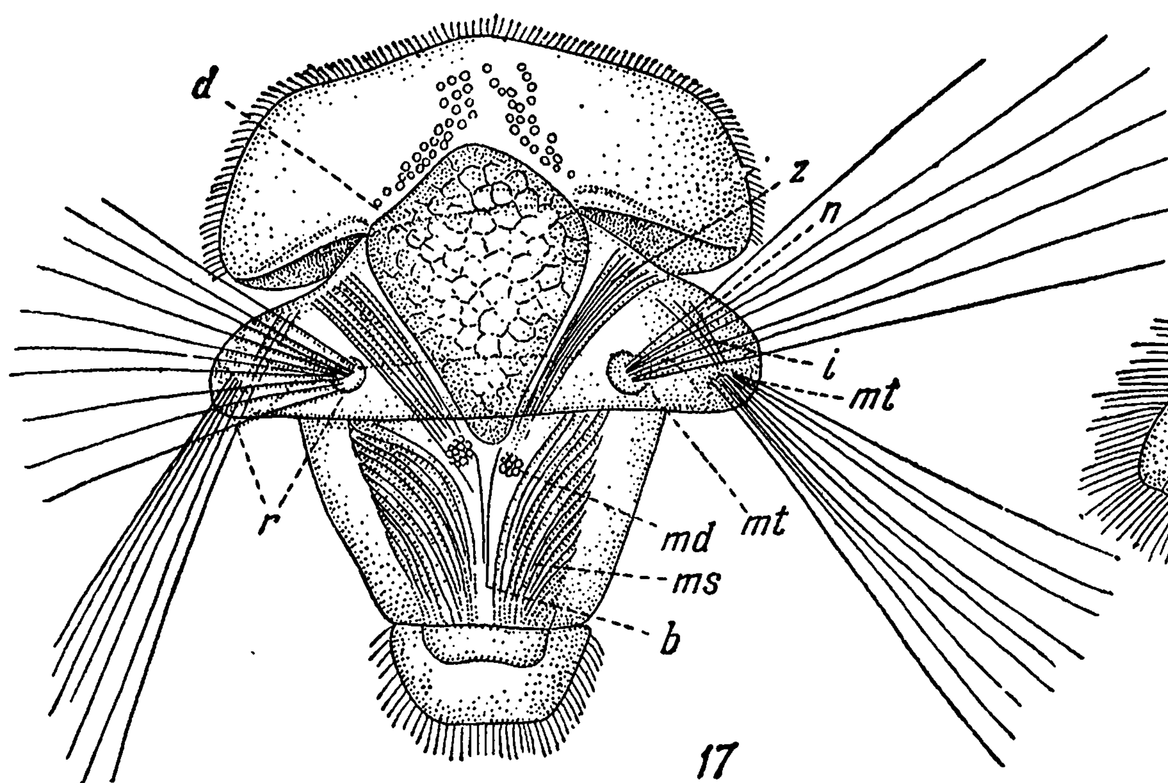


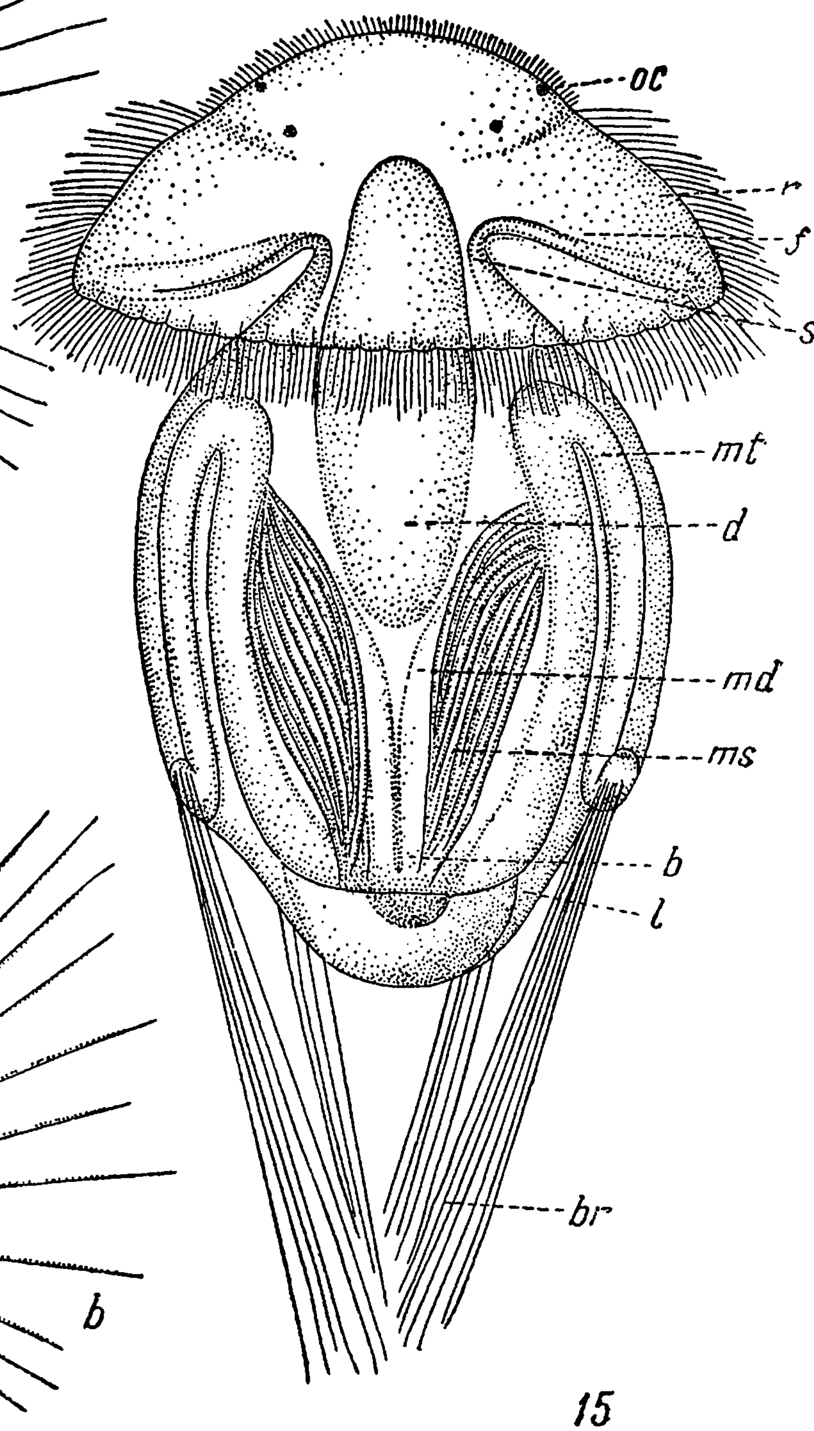
11

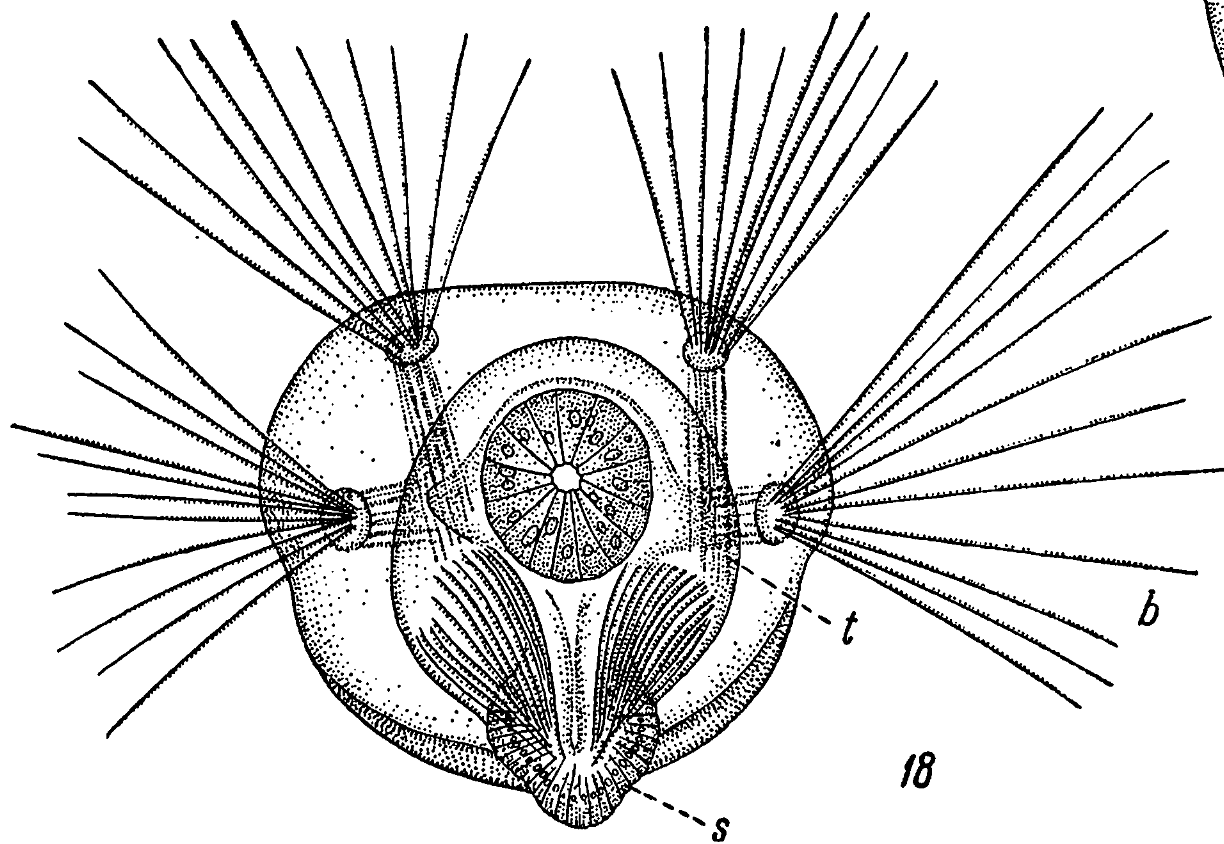

b
13

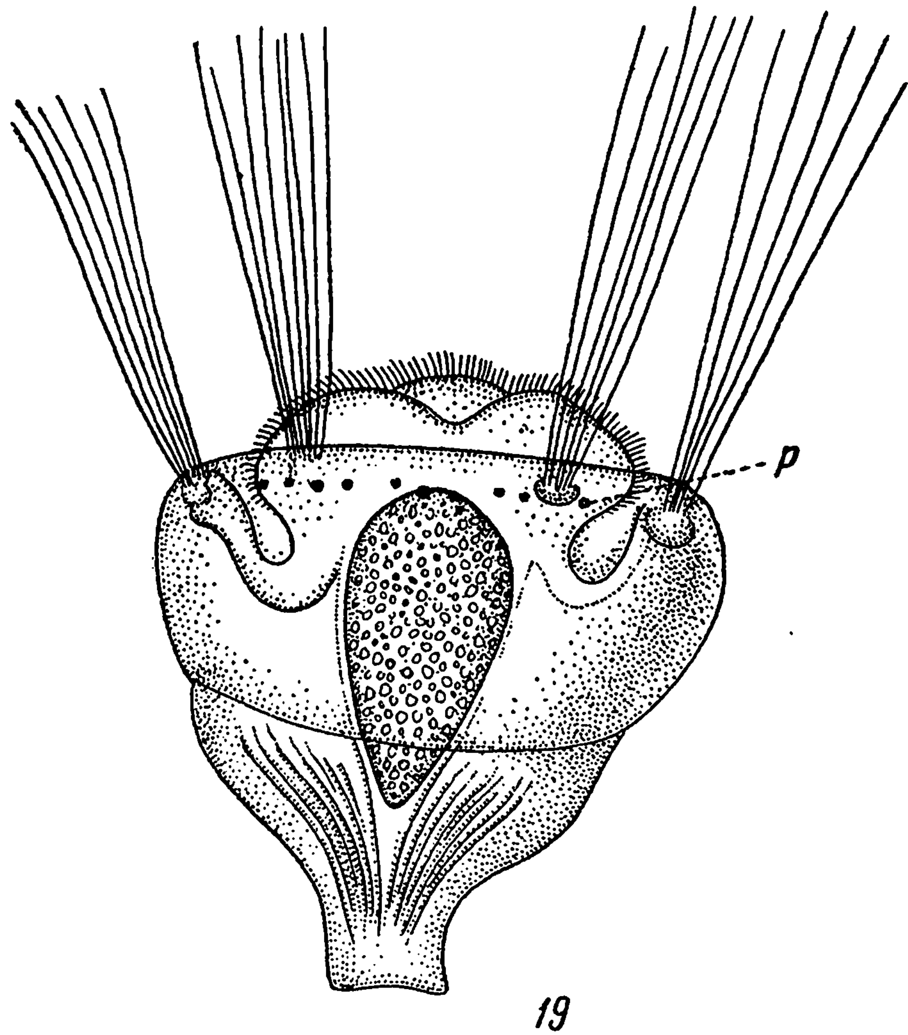

n
i
d
b
h
ms
16


oc
b
14

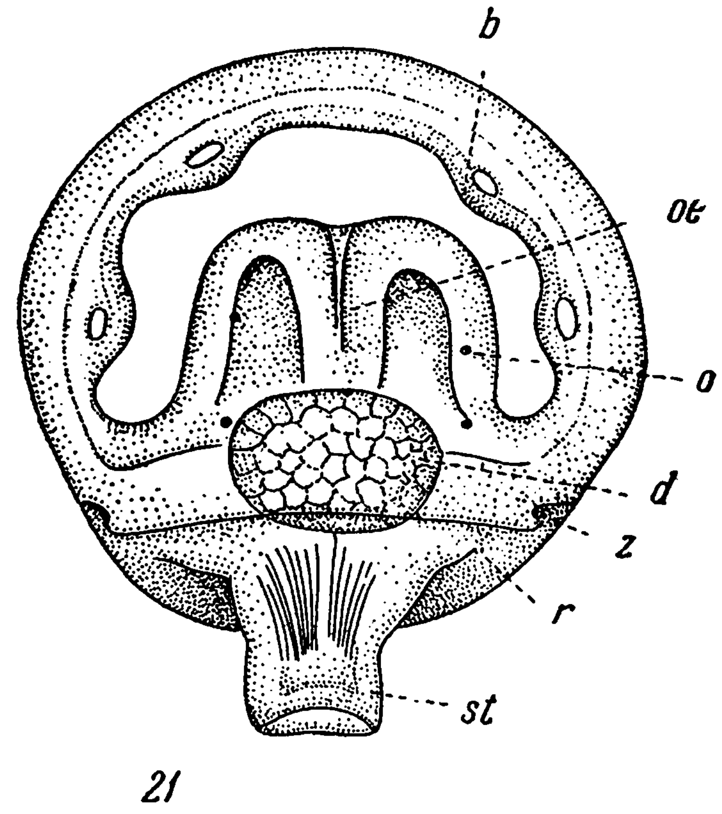

d
z
n
i
mt
r
mt
md
ms
b
17


oc
r
f
s
mt
d
md
ms
b
l
br
15

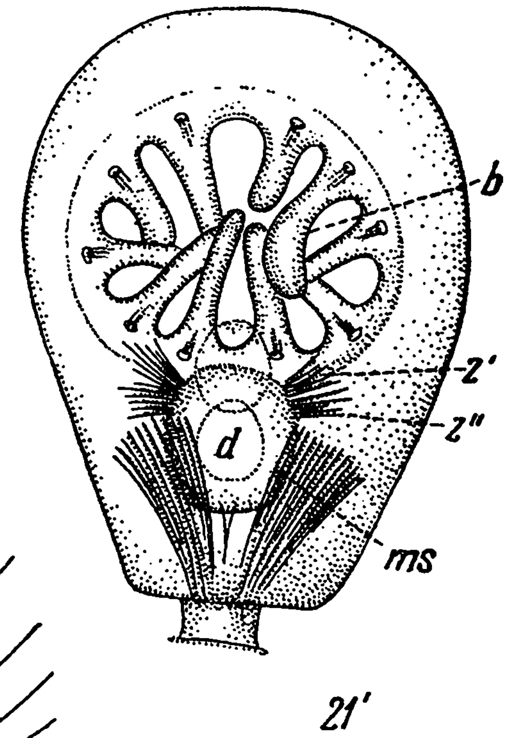

t
b
s
18



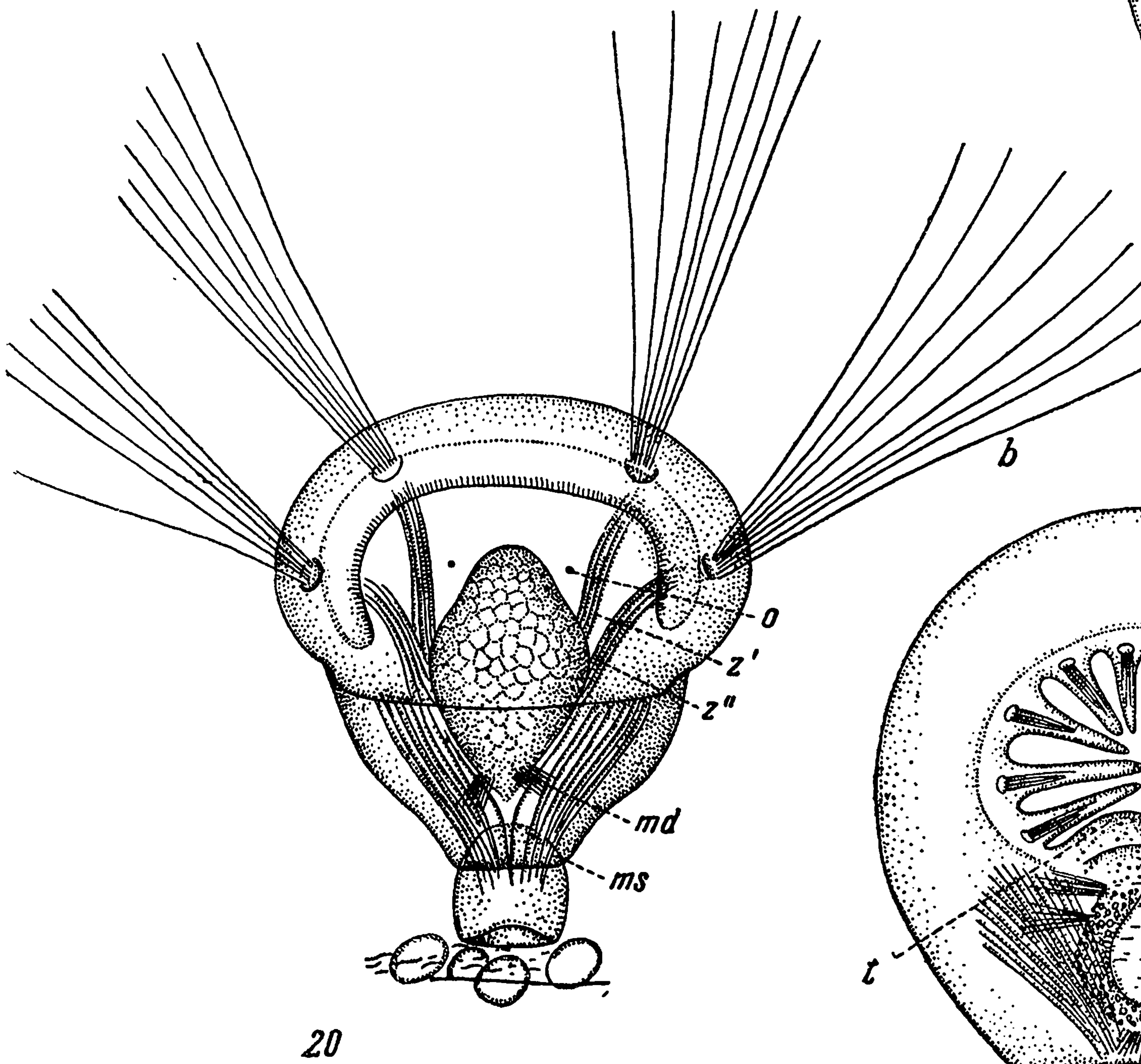
19



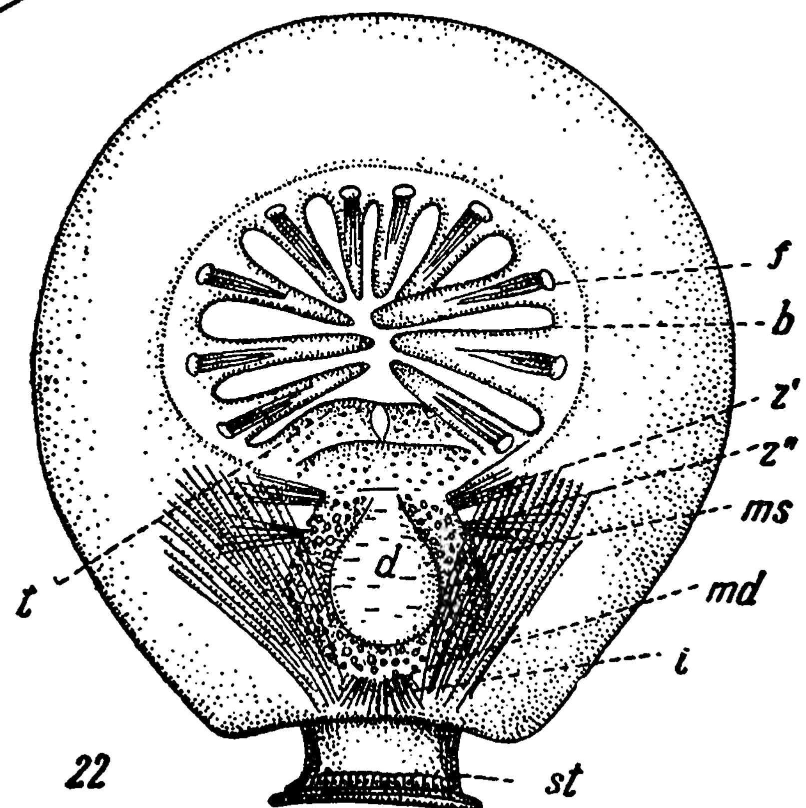
21



21'



20



22

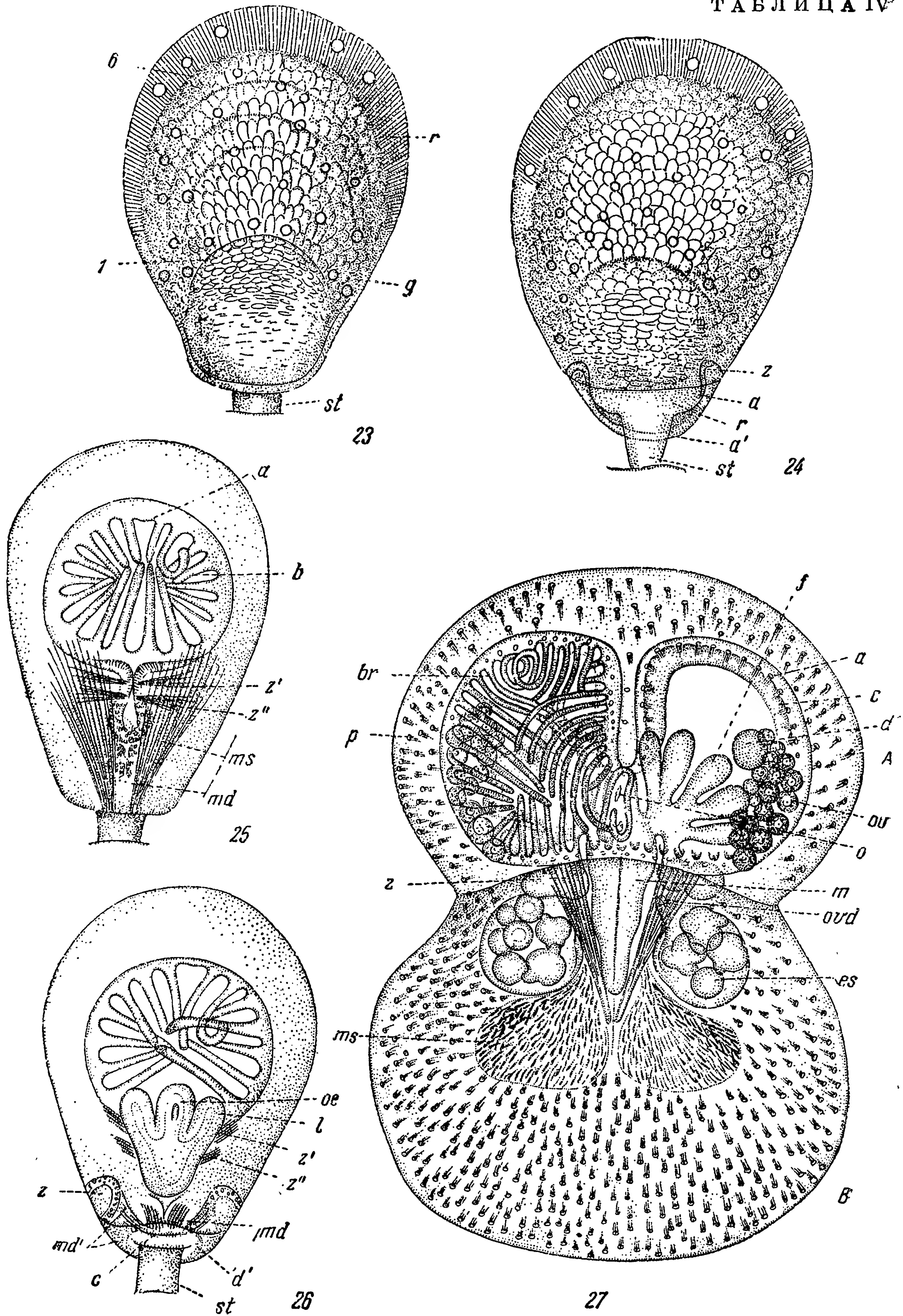
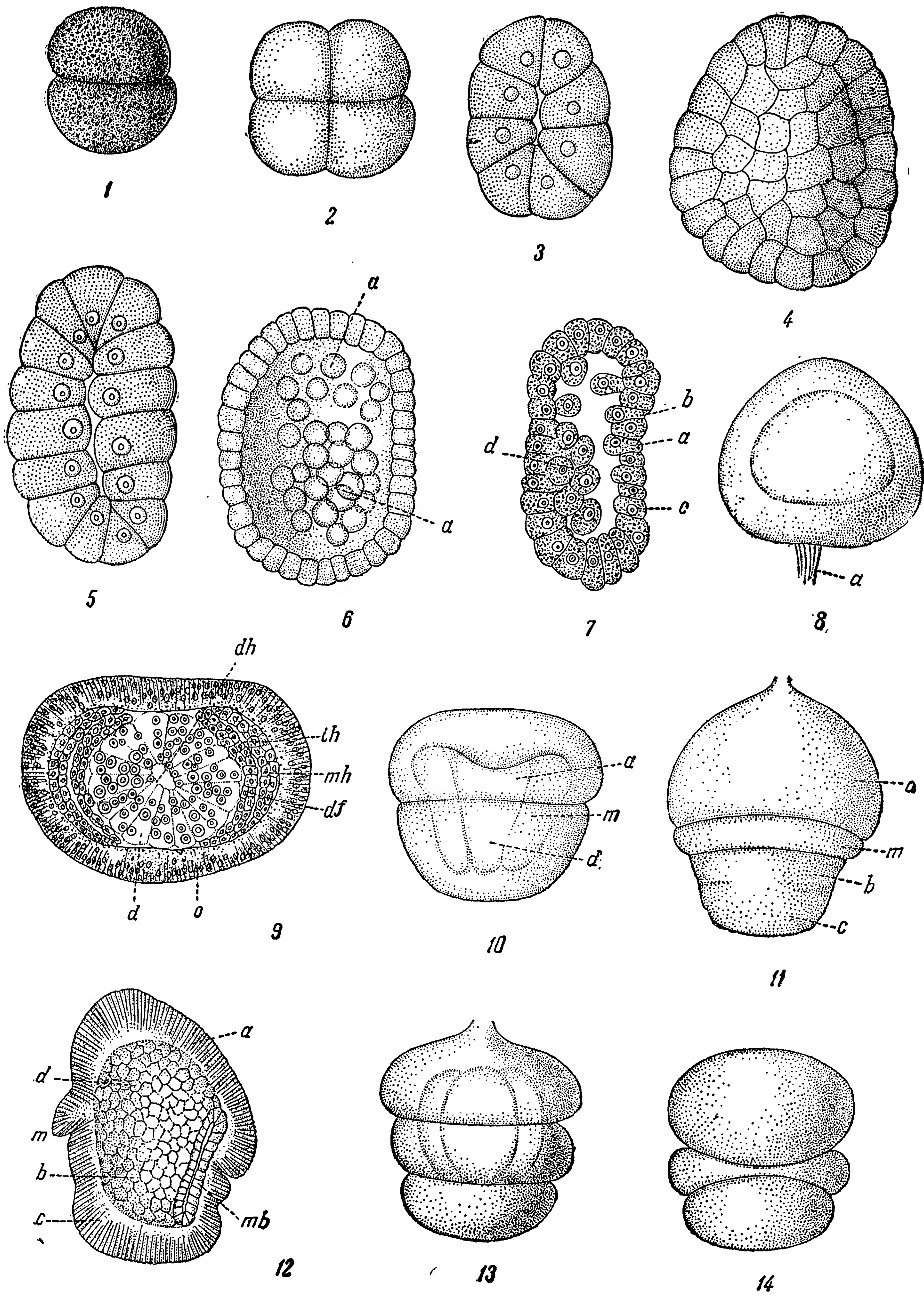
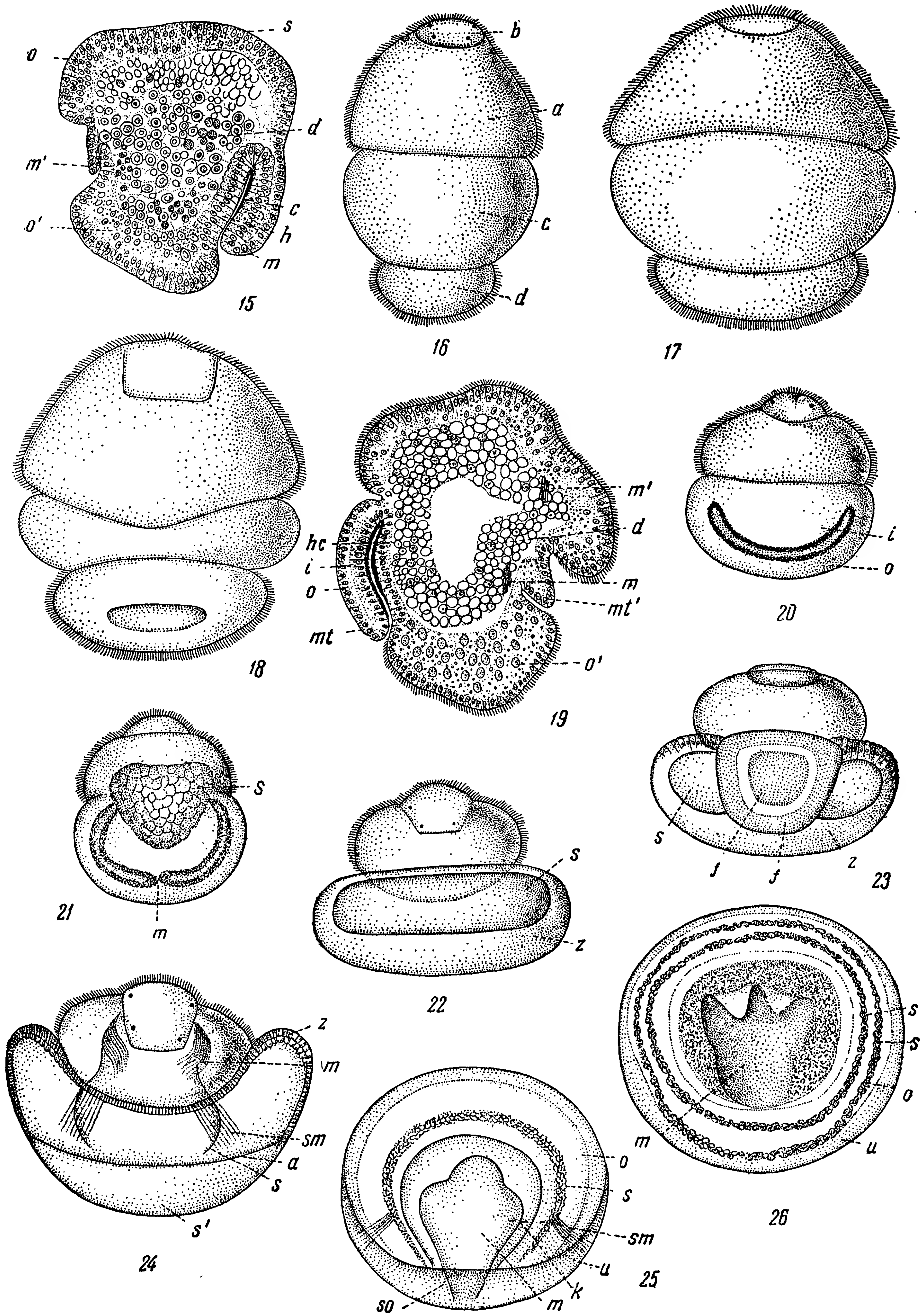
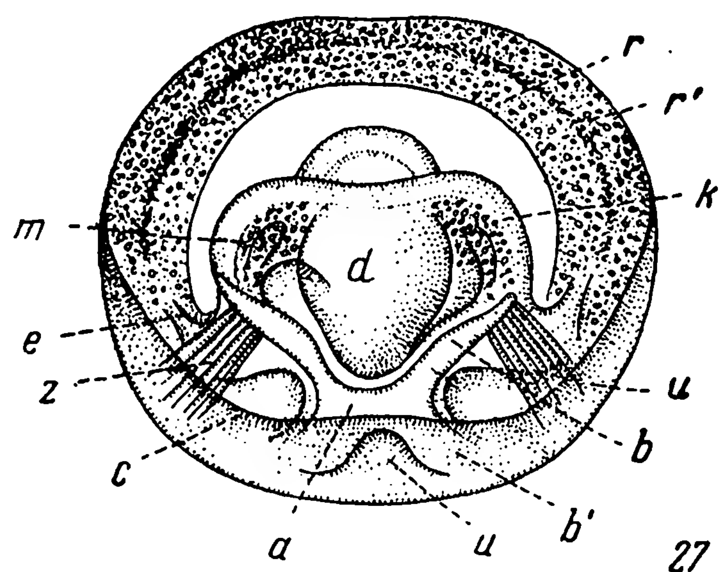

б
r
1
g
st
23
z
a
r
a'
st
24
a
b
z'
z"
ms
md
25
f
br
a
c
d'
p
A
ov
o
z
m
ovd
es
ms
B
27
oe
l
z'
z"
z
md
md'
c
d'
st
26

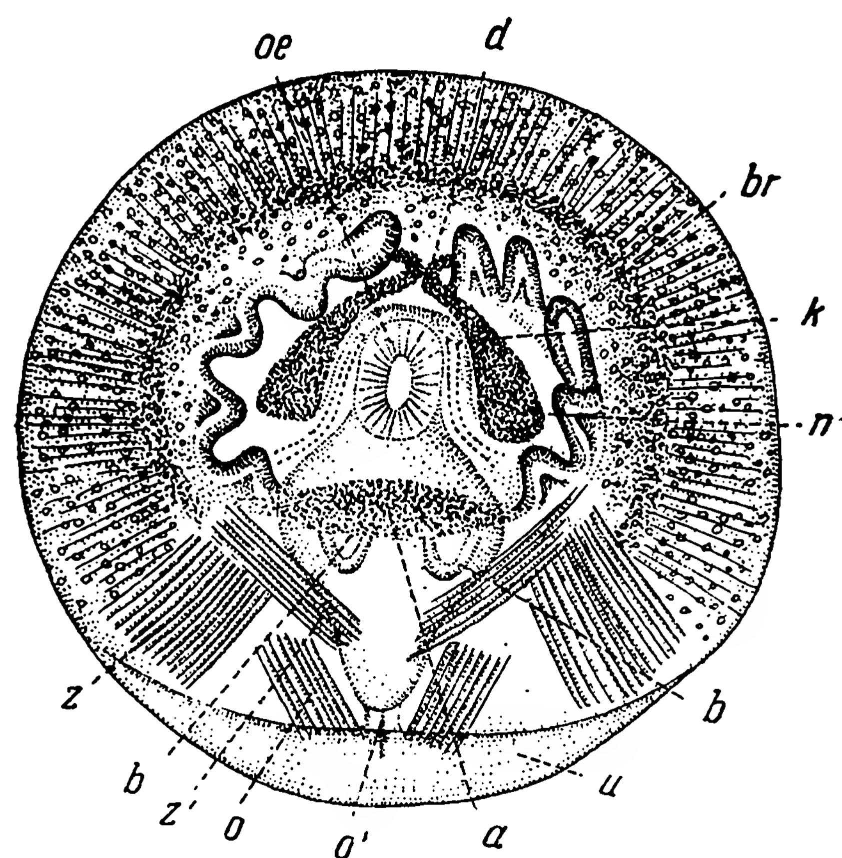
ТАБЛИЦА V

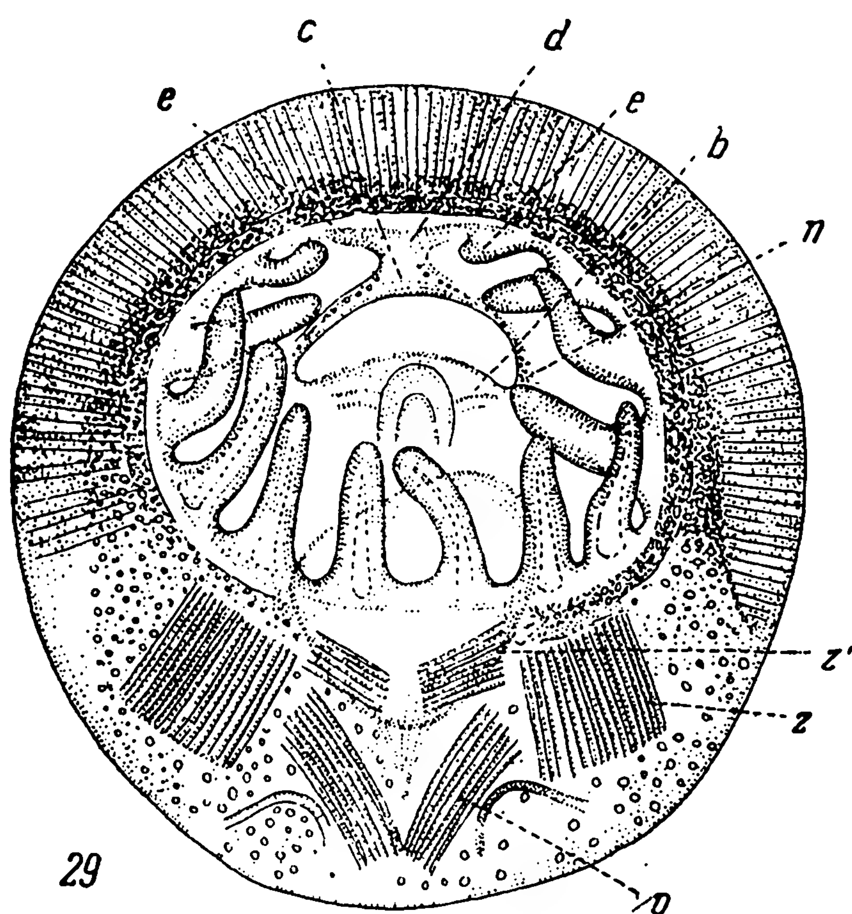

1
2
3
4
5
a
a
6
b
d
a
c
7
a
8
dh
th
mh
df
d
o
9
a
m
d
10
a
m
b
c
11
a
d
m
b
c
mb
12
13
14

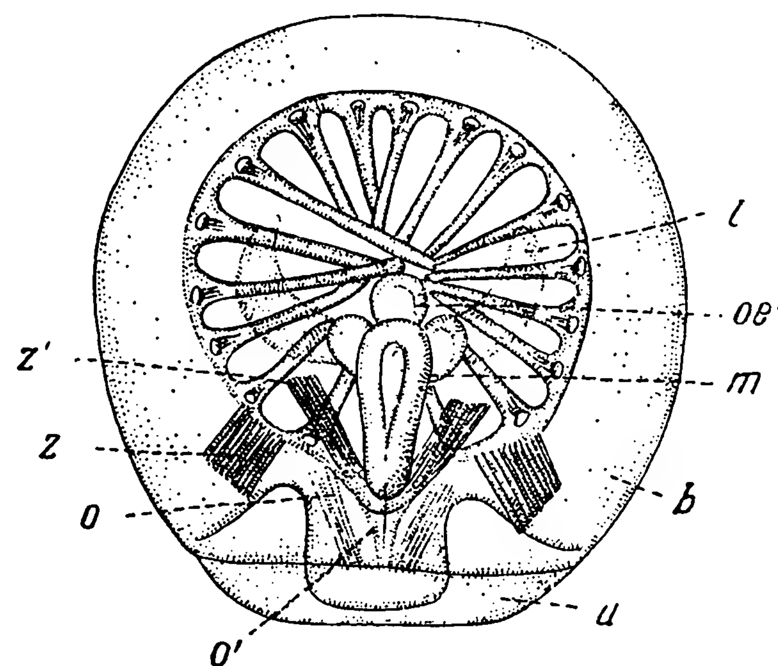


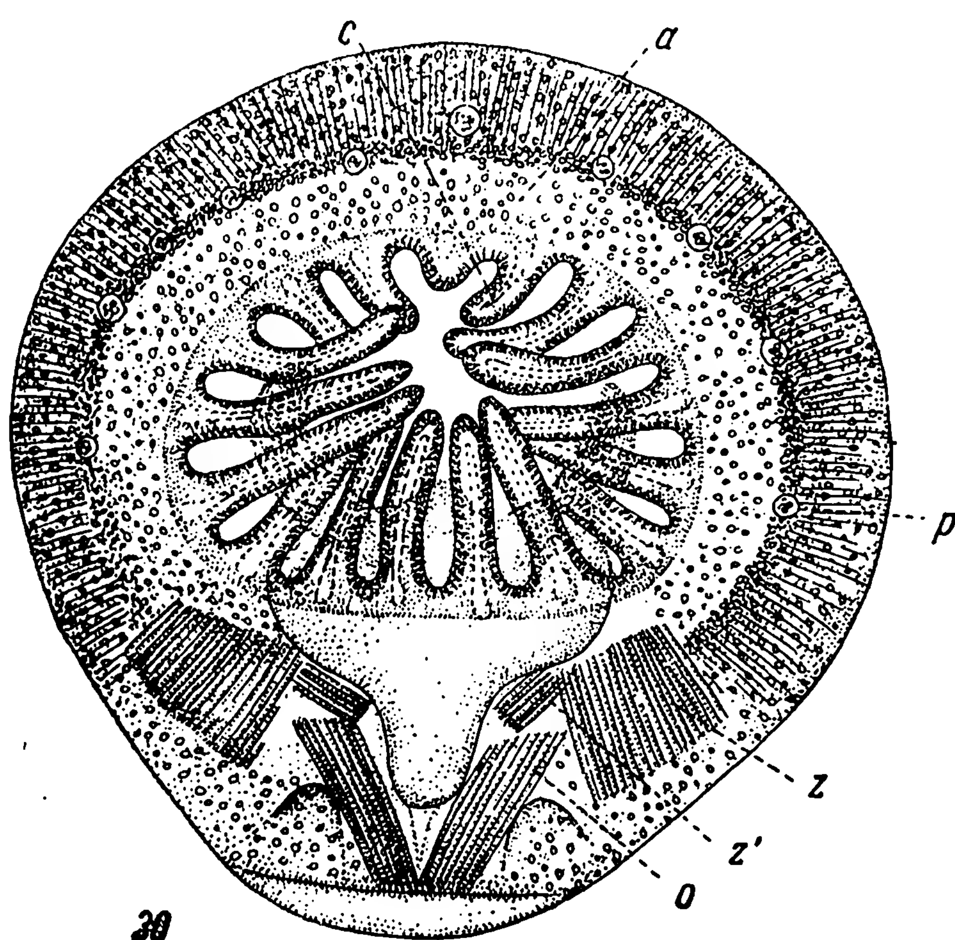
s
o
d
m'
c
o'
h
m
15
b
a
c
d
16
17
18
m'
d
hc
i
m
o
mt'
mt
o'
19
i
o
20
s
21
m
s
z
22
s
f
f
z
23
z
m
sm
a
s
s'
24
o
s
sm
u
k
so
m
25
s
s
o
m
u
26

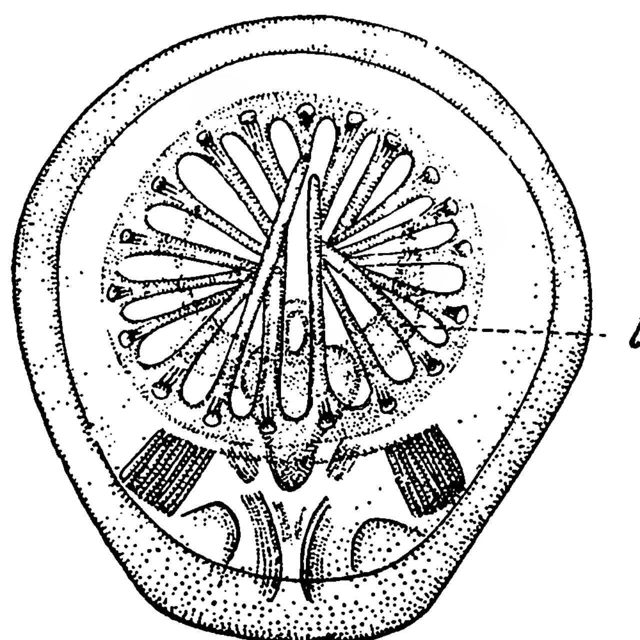

r
r'
k
m
d
e
z
u
c
b
a
u
b'
27

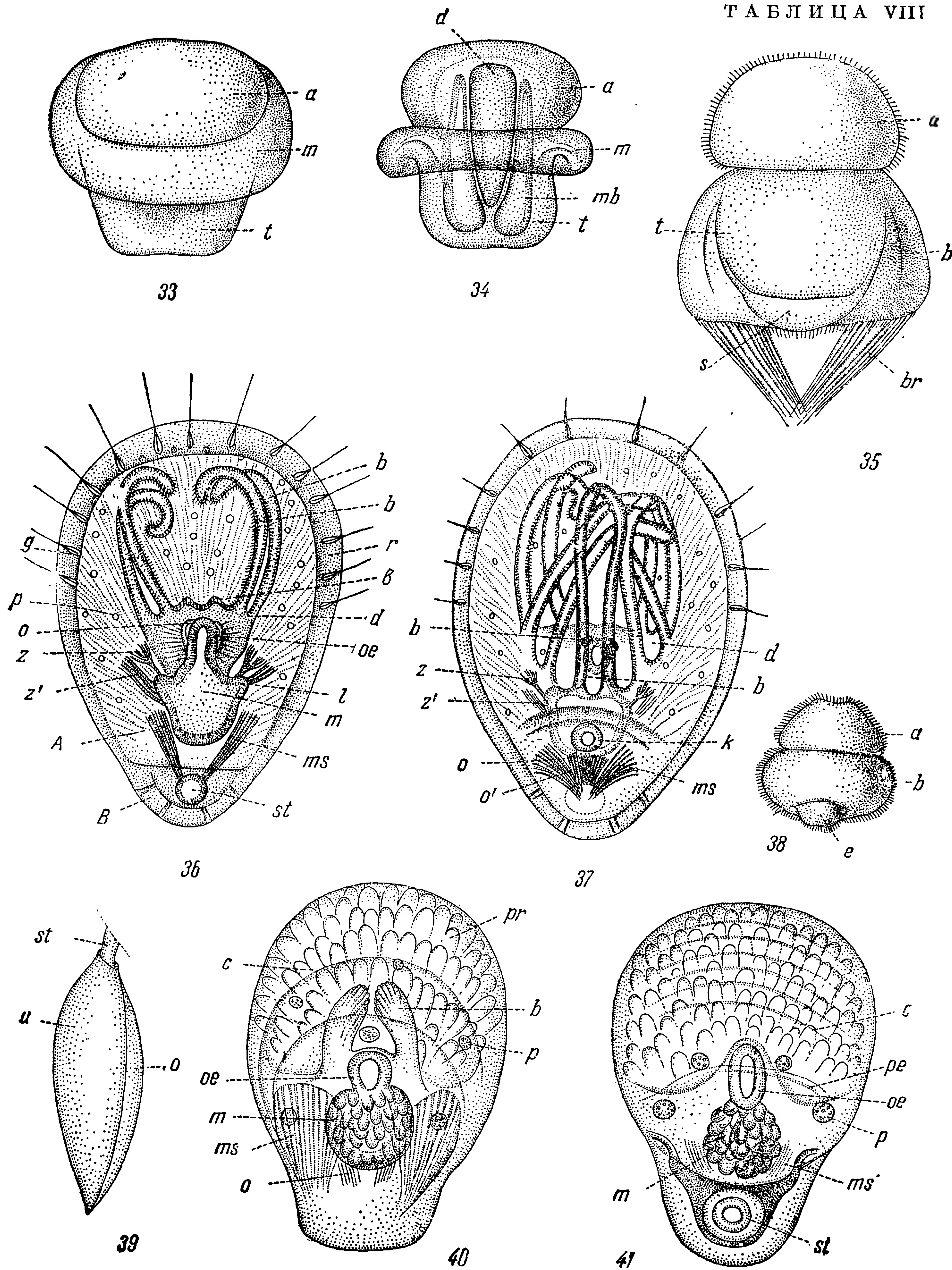

oe
d
br
k
n
z
b
b
z'
o
o'
a
u
28


c
d
e
e
b
n
z'
z
29
o


l
oe
z'
m
z
o
b
o'
u
31


c
a
p
z
z'
o
30


l
32


d
a
m
t
mb
a
t
b
s
br
b
g
r
p
o
z
z'
A
B
oe
l
m
ms
st
k
o'
e
u
pr
c
pe
33
34
35
36
37
38
39
40
41

ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ *AMPHIOXUS LANCEOLATUS* ВМЕСТЕ С МАТЕРИАЛАМИ К ВОПРОСУ О ГОМОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕРВЕЙ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ [65]

I

В различных статьях, обсуждающих вопрос гомологии центральной нервной системы позвоночных и беспозвоночных животных, многими исследователями считается за верное, что спинной мозг позвоночных гомологичен брюшному тяжу аннелид. В своей работе о развитии червей и членистоногих * я попытался подкрепить эту гомологию эмбриологическими данными. В общем и целом мой взгляд принят новейшей школой. Земпер, сначала так горячо ** выступавший против меня, недавно *** сделался одним из усерднейших защитников этого взгляда. За общим признанием последнего не замедлили выдвинуться новые вопросы: как далеко простирается эта гомология на отдельные части первной системы обоих классов, точно ли головной мозг позвоночных гомологичен головному ганглию аннелид, или гомология охватывает только спинной мозг и брюшную нервную цепочку аннелид? Разные исследователи очень разно отвечают на эти вопросы: мнение Земпера ****

* Mém. de l'Acad. Imp. de St. Petersb., VII série, t. XVI, No 12, p. 27, 28, 58, 59.

** Kritische Gänge, 2 Gang.

*** Die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.

**** L. c., стр. 27.

таково: «В моем понимании расчлененный брюшной мозг аннелид и спинной мозг и головной мозг позвоночных идентичны». Относительно верхнего глоточного ганглия Земпер приходит к предположению «возможности сравнения последнего (головного мозга) со спинными ганглиями позвоночных».

Другой исследователь А. Дорн (A. Dohrn) * склоняется к тому, что головной ганглий аннелид гомологичен головному мозгу позвоночных и притом думает, что «предки позвоночных животных должны были обладать окологлоточным кольцом», и далее, что «первоначальное ротовое отверстие позвоночных лежало между Crura cerebelli, или, выражаясь точнее, в Fossa rhomboidea. Впячивание, имеющее вид пищевода, погружается с этого места внутрь, в направлении к средней кишке, и связывается с ней подобно передней кишке зародышей насекомых, устанавливая таким образом соединение отдельных полостей всего кишечного канала. Это ротовое отверстие и отходящий от него пищевод были бы гомологичны подобным органам членистоногих и аннелид».[66]

В противовес мнениям Земпера и Дорна, знаменитый морфолог Гегенбаур ** с большим пылом возражает против проведения какой бы то ни было гомологии между центральной нервной системой позвоночных и аннелид, и действительно находит сильное оружие в том, что нервная система аннелид состоит из двух отделенных друг от друга пищеводом частей — головного мозга и брюшного тяжа, из которых одна лежит под, а другая над кишечным каналом. Он сам называет проведение такой гомологии «ненаучным», характеризуя его следующими словами: «Так блуждает подобное ненаучное сравнение, как в лабиринте, где к первому ошибочному пути только присоединяются новые».

---

* A. Dohrn. Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels. 1875, S. 3.

** Gegenbaur. Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphologische Jahrbuch. Erster Bd., S. 6.

Из приведенных цитат, взятых исключительно из статей, появившихся в текущем году, читателю, конечно, видно, в каком шатком положении стоит еще вопрос: с обеих сторон выдвигаются гипотезы и ни единого факта, который мог бы послужить нам исходной точкой в объяснении этих столь запутанных отношений.

Несколько лет тому назад, а именно в 1870 г., я опубликовал статью,* в которой объяснял положение нервной системы аннелид по обеим сторонам кишечного канала. Напечатанная в русском журнале работа не привлекла никакого внимания, а между тем, как я полагаю, она могла бы дать по крайней мере некоторые точки опоры, чтобы вывести вопрос гомологии всей центральной нервной системы (червей и позвоночных) из области гипотез и поставить его на более твердое основание.

Позволяю себе поэтому повторить здесь еще раз содержавшиеся в цитированной статье факты и предложенные тогда мной объяснения.

Упомянутая статья содержит описание моих новейших наблюдений над развитием *Amphioxus*, произведенных в Неаполе в 1868 г., — наблюдений, благодаря которым мне удалось решить многие существенные пункты эмбриологии этой интересной рыбы [67] и внести исправления в некоторые ошибочные данные моих прежних наблюдений. В результате улучшившейся техники [68] стало возможным приготовить разрезы различных личинок ланцетника, позволявшие глубже и точнее проникнуть в эмбриональные процессы.

Я начну описание моих новых исследований развития *Amphioxus* со стадии, когда впячивание одной из половин бластодермы уже закончилось, эмбрион утратил свою круглую форму, и отверстие впячивания (рис. 1, *eo*) представляется в виде маленькой дырки, помещающейся на заднем конце

* Труды Киевск. общ. естествоисп., т. I, стр. 327. К вопросу о развитии ланцетника (новейшие наблюдения).

эмбриона и ведущей прямо в центральную, т. е. кишечную полость.

Мы исходим из широко известной в настоящее время стадии, получившей от Геккеля (Höeckel) наименование гаструлы (gastrula), и подвергнем обсуждению сначала образование нервной трубки, а затем — среднего листа. Первое изменение состоит исключительно в том, что отверстие впячивания, первичный рот — по Геккелю, становится эксцентрическим, т. е. смещается на одну сторону, и именно на спинную. Одновременно с этим смещением отверстия впячивания эмбрион несколько уплощается вследствие значительного углубления внутрь почти всей спинной части, на заднем конце которой помещается отверстие впячивания (рис. 1, *eo*). Это углубление внутрь спины, *pr*, сначала не ограничено никакими определенно выраженными краями, но мало-помалу последние выступают все отчетливее, пока, наконец, не ограничат легко узнаваемую спинную борозду. Задний конец этой спинной борозды огибает отверстие впячивания по направлению назад, причем задний край последнего образует также и задний край спинной борозды. Начинающееся теперь замыкание спинной борозды происходит здесь, как и у других позвоночных, сзади наперед, причем самые задние края, ограничивавшие отверстие впячивания *eo* по направлению назад, подымаются, создают род крыши над этим отверстием и, все больше и больше разрастаясь вперед и сливаясь с боковыми краями спинной борозды, дают начало спине и вместе с тем нервной трубке.

На рис. 2 мы видим ту стадию, когда уже образовалась короткая спинная трубка (от *1* до *2*), причем и значительно поднявшиеся края спинной борозды продолжаются теперь уже до пункта *3*. Если такого эмбриона положить на сторону, то можно установить следующие весьма ясно выраженные отношения. Складка *f* (рис. 3), образовавшая задний край отверстия впячивания, теперь в достаточной мере удлинилась вперед, и само отверстие впячивания *eo* обратилось в щель, связывающую просвет лежащей внизу кишки с просветом замыкающегося

теперь спинного желобка. На рис. 4 я изобразил несколько более развитую стадию, на которой спинная трубка — медуллярная трубка — замкнута значительно дальше, а сильно поднявшиеся края спинного желоба почти доходят до переднего конца личинки. На рис. 5 мы видим личинку, развившуюся еще далее, когда медуллярная трубка оказывается замкнутой уже во всей своей задней части и только на самом переднем конце содержит еще довольно значительное отверстие (рис. 5,*n*).

Эмбрион несколько более позднего возраста, рассматриваемый сбоку, изображен на рис. 6 и представляет уже известные нам отношения: он состоит из двух лежащих одна над другой трубок — кишечной *dd* и нервной трубки *n*, которые обе на заднем конце прямо переходят одна в другую при помощи остатка отверстия впячивания *eo*. Между обеими трубками залегает спинная часть нижнего листа — уже образующаяся хорда *ch*, а по обеим сторонам этих обеих трубок — первичные позвонки. Дальнейшие изменения наиболее близко интересующих нас теперь образований состоят в том, что с ростом личинки медуллярная трубка становится длиннее и свободнее, а ее переднее отверстие — меньше (рис. 7, *n*), пока, наконец, не замкнется совершенно. По мере того как эти изменения с нервной трубкой идут дальше, развиваются также и внутренние органы личинки, но об этом мы будем говорить несколько позже.

На всех этих стадиях, как и на более ранних, совершенно ясно виден непосредственный переход *eo* кишечной и нервной трубки. Эта связь обеих трубок продолжается до образования хвостового плавника, когда формируется также заднепроходное отверстие и нервная трубка отшнуровывается от кишечной. На рис. 8 мы изобразили заднюю часть животного на этой стадии развития с отрастающим хвостовым плавником. Задний конец медуллярной трубки (рис. 8, *h*), отделившейся недавно от кишечной трубки, лежит еще под хордой. При дальнейшем росте личинки и развитии хорды задний конец медуллярной трубки постепенно передвигается на хорду, где долго еще сохраняет форму маленького пузырька (рис. 9, *b*).

Уже на стадии, представленной рис. 8, можно видеть успевшее образоваться и расположенное сбоку заднепроходное отверстие. Мне не удалось наблюдать, предшествует ли образование заднепроходного отверстия разделению кишечной и нервной трубок или нет. У *Acanthias* образование заднепроходного отверстия начинается еще в то время, когда кишечная и нервная трубки переходят без всякого отграничения друг в друга.* Даже после образования заднепроходного отверстия у *Acanthias* можно видеть еще очень длинный трубкообразный отросток, который тянется от задней кишки назад к недавно отделившемуся заднему концу нервной трубки.

Мне удалось получить поперечные срезы некоторых из этих эмбрионов, которых, как сказано, я сохранял в глицерине. Эти срезы позволяют глубже заглянуть в подробности описанных нами процессов.

На рис. 10 я даю поперечный разрез гаструлы, и здесь уже очень ясно можно видеть, что медуллярная пластинка *mm* образовалась и что она состоит из всех серединных клеток спинной части верхнего листа. Именно на поперечном разрезе мы замечаем, что целый ряд клеток *mm* начинает прямо погружаться внутрь и обрастать на обоих своих краях лежащими сбоку клетками *r* того же самого листа. При этом погружении прямой переход клеток верхнего листа в клетки медуллярной пластинки до известной степени нарушается; медуллярная пластинка отделяется уже теперь от верхнего листа — следовательно, задолго до замыкания спинной борозды.

У других позвоночных животных дело происходит, как известно, совершенно иначе, и медуллярные пластинки отделяются от верхнего листа только в самый момент замыкания нервной трубки. Только через посредство этой стадии, вернее говоря, через раннее отделение медуллярной пластинки от верхнего листа, мне удалось найти объяснение положению

* Зап. Киевск. общ. испыт. природы, т. I, стр. 180, табл. VII, рис. 18.

медуллярной пластинки на следующей стадии. На рис. 11 я даю поперечный разрез эмбриона на стадии развития, занимающей место между стадиями, воспроизведенными на рис. 4 и 5; здесь мы видим, что медуллярная пластинка уже вполне лежит под верхним листом и притом в значительной мере изогнута, так что оба ее края *r* взаимно обращены друг к другу. Верхний лист, образующий теперь собственно один лишь наружный эпителий, всецело отделен от медуллярной пластинки. Уже на рис. 6, где эмбрион представлен сбоку в оптическом разрезе, видно, что верхняя, покрывающая медуллярный зачаток, пластинка состоит спереди только из одного слоя клеток и что, следовательно, спинная борозда, хотя и вполне прикрытая снаружи, внутри, под кожей, еще открыта. Поперечные разрезы гаструлы и последний приведенный поперечный разрез (рис. 11) объясняют нам очень просто это явление. Поперечные разрезы ушедшей несколько дальше в своем развитии личинки (рис. 12 и 13) показывают нам, что верхние края медуллярных пластинок в скором времени соединяются между собою, сначала с помощью тонкого и плоского мостика, который при дальнейшем развитии личинки сильно утолщается и становится таким, как у взрослого *Amphioxus*.

Ознакомившись с общими процессами образования нервной трубки, обратимся теперь к внутренним органам личинки *Amphioxus* и исследуем в особенности образование так называемого среднего листа. В своей более ранней статье о развитии среднего листа у *Amphioxus* я впал, рассматривая оптический поперечный разрез, в грубую ошибку, предположив, что средний лист образуется из двух пластинок, отделившихся от верхнего и нижнего листа. По моим новейшим исследованиям, основанным на действительных (а не оптических) поперечных разрезах, я нахожу, что мышечные пластинки и хорда происходят из н и ж н е г о листа и, далее, что они-то и образуют только один связный средний лист.

Первое происхождение первичных позвонков, или среднего листа, можно уже наблюдать на гаструле *Amphioxus*.

Рассматривая гаструлу сверху (рис. 1), можно видеть на верхнем ее конце в нижнем листе два углубления *v*, которые служат первыми признаками появляющихся теперь первичных позвонков. На рис. 4 можно видеть с каждой стороны четыре таких разделенных складками части нижнего листа. На следующей ближайшей стадии (рис. 5) тот же процесс образования складок на нижнем листе продвинулся вперед гораздо далее, и упомянутые складки готовы теперь отделиться от нижнего листа. В эти складки нижнего листа, т. е. первичных позвонков, входит, разумеется, и окруженная последними полость, и на рис. 5 они изображены при двух различных установках микроскопа: на левой стороне — при более высокой (поверхностной) и на правой — при более глубокой установке; в первом случае, следовательно при поверхностной установке микроскопа, можно видеть в первой складке все еще широкое, сообщающееся с центральной полостью пространство.

Вторая складка значительно больше отделена от нижнего листа, и при упомянутой установке микроскопа кажется, что полость складки *2,a*, совершенно отделена от центральной полости; но при более глубокой установке микроскопа, как это изображено справа,* видно, что центральная полость хотя также значительно отделена от второй складки, продолжает все еще сообщаться с внутренней или кишечной полостью. В *3* и *4* складках это сообщение еще шире. На рис. 6, при рассматривании эмбриона сбоку, уже отчетливо можно видеть, что рассматриваемые сейчас складки не что иное, как так называемые первичные позвонки *Amphioxus*, и что они содержат полость, причем полости последних задних позвонков или, точнее, полость пятого позвонка непосредственно связана с полостью еще образующихся сзади первичных позвонков. Уже на этой стадии, как и на более ранних, видно, что полость первого первичного позвонка сообщается через широкую щель с центральною полостью, а его стенки (рис. 6, *1*) несколько

* В подлиннике «links» (слева) — очевидно опечатка. — *Ред.*

тоньше стенок других позвонков; на следующей стадии эта разница в отношении первого и всех остальных первичных позвонков становится еще резче выраженной. Именно, на рис. 7, где имеется налицо несколько больше первичных позвонков, можно видеть, что первый первичный позвонок переходит в тонкостенный эпителиальный мешок, или железу, в противоположность другим позвонкам, в которых нельзя больше различить никакой полости, видна же одна только простая мускульная пластинка.

Первый первичный позвонок обращается, таким образом, в давно уже известную железу, описанную некогда Максом Шульце и позже мною у личинок *Amphioxus*. Такое происхождение первичных позвонков из нижнего листа, такое, так сказать, отшнуровывание их от нижнего листа находит себе подтверждение также на поперечных срезах только что описанных стадий. Если мы обратимся к поперечному срезу, изображенному на рис. 11 и проведенному через эмбрион несколько старшего возраста, чем представленный на рис. 4, мы найдем, что нижний лист распадается в своей верхней половине на три складки, из которых обе боковые *и* очень сильно развиты, и непосредственно продолжаются в нижнюю, т. е. кишечную полость.

По средней линии помещается также маленькая складка *c*, или, вернее, желобок, поскольку сверху она не имеет ясных границ. Из несколько более развитого эмбриона, занимающего место между стадиями, изображенными на рис. 6 и 7, я получил несколько поперечных срезов; из них один из задней половины тела я воспроизвожу на рис. 12 и один из передней — на рис. 13. На первом разрезе (рис. 12) видна совершенно замкнутая нервная трубка *nr*, под нею — резко отделенная от окружающих тканей chorda dorsalis *ch*, а еще ниже — очень тонкий слой нижнего кишечножелезистого листа; по обеим сторонам хорды видны зачатки первичных позвонков *и* в виде выпячиваний нижнего листа; в эти выпячивания заходит нижележащая полость. Поперечный срез того же *Amphioxus*

только из передней половины его тела воспроизведен на рис. 13 и отличается от только что описанного начинающимся отшнуровыванием первичных позвонков от нижнего листа. Сообщение полости первичных позвонков с кишечной здесь совершенно прервано, и клетки, окружающие полость первичных позвонков, начинают отделяться от нижнего листа.

Разрез задней части тела значительно более развитого *Amphioxus*, изображенного на рис. 7, показывает (рис. 14), что нервная трубка, хорда, кишечная трубка и первичные позвонки, или, вернее, боковые пластинки, совершенно отделились друг от друга. Полость первичных позвонков совершенно исчезла, и только неясная полоска указывает место, где она была; на отдельные нитевидные образования надо смотреть как на возникающие мышечные волокна. Нижние клетки *m* первичных позвонков, или мышечные пластинки, продолжаются книзу и здесь вклиниваются между состоящей из кишечножелезистого листа кишечной трубкой и наружным кожным эпителием. На разрезах я никак не мог различить двух отдельных мышечных пластинок или вообще разделяющей их полости тела. Из личинки, у которой уже образовались ротовое отверстие и жаберная щель и задний конец которой представлен на рис. 8, мне также удалось получить несколько удачных срезов: один из них я привожу на рис. 15; мы встречаем здесь то же положение вещей, что и на выше приведенном срезе, с той лишь разницей, что на последнем мышечные волокна встречаются в большом количестве. Что я не мог распознать на этих последних срезах полость тела, вероятно, зависит от дурно сохранившихся эмбрионов, а может быть, и от того, что эта полость — даже у личинок значительно более зрелого возраста — видна исключительно под кишечной трубкой (рис. 16, *lh*).

На основании всех приведенных теперь данных, полученных как при наблюдении целых личинок, так и их разрезов, можно с уверенностью заключить, что так называемый средний лист, или, выражаясь более точно, первичные позвонки,

происходят непосредственно из нижнего листа и притом путем простого выпячивания последнего. Никакого другого среднего листа в смысле сплошного клеточного слоя не существует, первичные же позвонки, по крайней мере все передние, непосредственно образуются из нижнего листа. Мы видели затем, что полость первичных позвонков непосредственно отделилась от полости, образованной через впячивание бластодермы. Мне не удалось проследить дальнейшую судьбу полости первичных позвонков, но я считаю очень возможным, что она обращается впоследствии в ту щель, которая отделяет кишечную трубку с ее брюшиной и брыжейкой от стенки тела, т. е. в полость тела. Во всяком случае это положение мною не доказано; однако на нескольких разрезах, как и на рис. 14 и 15, я усматриваю полоску, представляющую, вероятно, сильно опавшую на этих стадиях полость тела. Полость тела выделяется очень ясно у вполне развитой, снабженной многими жаберными щелями личинки, но возникла ли она из щели *s* (рис. 14 и 15), еще не доказано.

Что касается вообще образования среднего листа, т. е. обеих, кожной и кишечной, пластинок, то его возникновение во всяком случае вполне подобно тому, что открыто мною у *Sagitta*,* плеченогих ** и Мечниковым *** — у иглокожих. Из этого следовало бы также заключить, что полость тела у *Sagitta* и полость первичных позвонков у *Amphioxus* — гомологичные образования, с тою лишь количественною разницею, что тогда как у *Sagitta* возникает только один сегмент (а считая хвост — два), так сказать, один первичный позвонок, у *Amphioxus* их сразу образуется несколько.

Что касается позднейших стадий развития *Amphioxus*, у меня имеются препараты только таких *Amphioxus*, у которых

* Embr. Studien an Würmern und Arthropoden. Taf. I, Fig. 5, bis 9.

** Entwickelung der Brachiopoden. Taf. I, Fig. 6, 7 u. 8.

*** Studien über die Entw. det Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Petersb., VII, série, t. XIV, No 8, Taf. XI, Fig. 1 u. 2.

жаберная область начинает приобретать определенную форму и рисунок которых был уже воспроизведен в моей статье* на табл. IV и V, рис. 33—40. Уже в последней и цитированной мною работе я высказался в том смысле (стр. 22), что жаберная полость *Amphioxus* вполне соответствует жаберной полости других рыб и ее нельзя приравнивать к окружающей кишку полости тела. И тогда же было указано, что жаберные щели образуются, одна за другой, очень рано и что когда у личинки их имеется более или менее значительное количество, по обеим сторонам тела (туловища) возникают две продольные складки; они растут книзу навстречу одна другой, наконец, встречаются и сливаются; от широкой щели остается только так называемый *Porus abdominalis*, через который выходит наружу вода, поступающая из жабер: словом, жаберная полость *Amphioxus* гомологична жаберной полости других рыб. В последнее время против этого взгляда выступил проф. Стида (Stieda),** причем он опирался на исследование уже взрослых, достигших половой зрелости экземпляров. Я исследовал несколько экземпляров таких же ланцетников, но нахожу, что у них значительно труднее разобрать отдельные кожные слои, несмотря на то, что и у взрослых всегда можно найти слой кожи, отделяющий полость тела от околожаберного пространства. Я приведу здесь несколько поперечных разрезов личинки *Amphioxus*, имеющей 12 жаберных щелей; один из разрезов был воспроизведен в моей статье на табл. V, рис. 40; личинка весьма близко уже стоит к зрелому *Amphioxus*. На рис. 16 я даю поперечный разрез, проходящий через задний конец *Amphioxus* кзади от Porus abdominalis, следовательно из хвостовой части. На этом разрезе (рис. 16) мы находим отчетливо выраженную полость тела *lh* и канал *c* между кишкой и хордой. Полость тела всюду выстлана очень плоским эпителием

* Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Petersb., VII serie, t. XIX, No 7, p. 29 u. f.

** Entwickelung des Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad Imp. de St. Petersb., VII série, t. XI, No 4, p. 19.

(Peritoneum) и кзади покоится на гомогенной ткани, в своем роде опорной субстанции для образовавшейся уже здесь маленькой плавникообразной кожной складки. Эта ткань простирается также кверху, всюду образуя под внешним эпителием тонкий прозрачный слой, и была названа проф. Стида «подкожной тканью»* *ug* — название, которого и мы будем придерживаться. Дальше на поперечном разрезе видна кишечная трубка *d*, хорда *ch*, спинной мозг *rm* и боковые мышцы, окруженные своими плотными скелетообразными связками. Под кишечной трубкой, между ее внутренним эпителием и тонким перитониальным покровом *p*, виднеются два очень плоско сжатых маленьких сосудистых стволика *g*.

Начиная с этого разреза, мы опишем несколько лежащих кпереди разрезов, на которых можно видеть появление складок, ограничивающих околожаберное пространство, а затем и самые жабры. Из этих разрезов ясно (по крайней мере, я надеюсь на это), что окоможаберное пространство нельзя смешивать с настоящей полостью тела *lh*, окружающей кишку. Не рисуя разрезы полностью, я даю в следующих пяти фигурах только их нижние половины, которые одни нас интересуют, и лишь последний поперечный срез, где можно видеть две жаберные щели, я вновь воспроизвожу целиком. На рис. 17 мы видим поперечный срез области, где впервые появляются обе складки *f*, окружающие околожаберное пространство; они лежат по обеим сторонам все еще имеющегося здесь, хотя и очень сократившегося, брюшного плавника *bf*.

На следующем поперечном разрезе (рис. 18) обе складки уже значительно развились и состоят не только из кожи, но и из всей стенки тела, причем и полость тела и выстилающий ее эпителий проникают в складку. От брюшного плавника по средней линии тела не осталось более никакого следа, и наружная кожа прилегает теперь вплотную к нижней части

* Entwickelung des Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Petersb, VII série, t. XI, No 4, p. 19.

кишки, причем между той и другой видны на поперечном срезе два сосудистых стволика.

На следующем впереди разрезе мы видим (рис. 19), что обе складки уже слились между собою и образовали замкнутое с обеих сторон пространство *kr*, открывающееся наружу через так называемый Porus abdominalis. Окружающие это пространство с двух сторон стенки представляют толстые мешки, тонкие стенки которых, состоящие из двух слоев клеток, окружают широкое пространство — полость тела. Стенки, ограничивающие эту полость, состоят из наружного эпителия *ae*, подкожной ткани *ug* и внутреннего эпителия *e*, выстилающего полость тела *lh*. Внутренняя стенка, ограничивающая замкнутое околожаберное пространство, состоит из тех же слоев, за исключением подкожной ткани, которой здесь нет. Эпителий, выстилающий снизу и с боков околожаберное пространство, образует также и его верхнюю стенку, где он вплотную примыкает к кишечной стенке.

На разрезе, проходящем еще дальше кпереди и представленном на рис. 20, мы наблюдаем в сущности то же самое, только здесь мы наталкиваемся на странные железы *d*, возникшие из значительно выросших эпителиальных клеток жаберной полости и внутри ограниченные эпителием, выстилающим полость тела.

На поперечном разрезе, проведенном еще гораздо дальше кпереди, мы находим, наконец, первую, лежащую несколько сбоку, жаберную щель *ks*. Эта щель представляет очень большое отверстие, посредством которого просвет кишечной трубки непосредственно соединяется с околожаберным пространством. Поскольку между остальными оболочками сохраняются совершенно те же отношения, что и на описанных ранее разрезах, уже из этого среза ясно, что собственно околожаберное пространство *kr* и полость тела *lh* — совершенно различные полости. Еще яснее выступает это различие на следующем разрезе, где мы находим две жаберные щели (рис. 22); обе открываются в околожаберное пространство, а оно и здесь

остается отграниченным от полости тела все теми же перегородками.

О положении половых желез и их отношении к различным полостям, лежащим вокруг околожаберного пространства, мне не удалось сделать каких-либо новых наблюдений. Несколько *Amphioxus*, найденных мною этим летом в Черном море на берегах Крыма, не имели еще половых желез; правда, на их поперечных срезах можно было заметить маленькие кругловатые железы, которые по всей вероятности были неразвитые половые железы, но они не в околожаберном пространстве, а на боковой стороне полости тела и всегда были отделены от жаберной полости явственной кожицей.

На рис. 23 я воспроизвожу поперечный разрез части нижней области *Amphioxus*, там, где отходит от кишечной трубки слепой мешок. Мы видим часть кишки *d*, окруженную двумя ясными оболочками; из них внутренняя составляет собственно Peritoneum, другая, *h*, представляет оболочку, выстилающую везде околожаберное пространство, и вследствие выше изложенных нами оснований — соответствующую наружному кожному эпителию. Под последним, в свободном пространстве между эпителием и мышцами *m*, мы замечаем маленькую замкнутую со всех сторон железу *g*. Выстлано ли эпителием пространство, в котором лежит эта железа, я не мог решить на основании своих препаратов. Если эта железа действительно составляет одну из половых желез *Amphioxus*, как я это думаю, естественно предположить, что она ко времени половой зрелости сильно разбухает и в виде пузырька на ножке вдается в жаберное пространство. При созревании половых продуктов наружная кожица железы может подвергнуться разрыву и дать возможность яйцам и семени проникнуть в околожаберное пространство.

Ближайшей весною я надеюсь предпринять более точные изыскания по этим все еще неясным пунктам положения половых желез у *Amphioxus*.

II

Обращаясь ко второй части нашего исследования, а именно к обсуждению вопроса, насколько результаты изучения развития *Amphioxus* могут быть использованы для сравнения нервной системы позвоночных животных и аннелид, мы должны предварительно бросить взгляд на образование нервной системы у других позвоночных животных и в особенности уяснить связь заднего конца нервной и кишечной трубок у зародышей позвоночных.

Связь заднего конца кишечной и нервной трубок, точнее — их непосредственный переход друг в друга был открыт мною на эмбрионах *Acanthias* в 1867 г. и подробно описан и изображен * в 1869 г. Зародышевый диск *Acanthias* представляет собой настоящую планогаструлу.

Оба зародышевых листа, верхний и кишечножелезистый, взаимно переходят один в другой на краю зародышевого диска; первичный желобок, или первичная борозда, образуется на краю зародышевого диска (рис. 24) и продолжается сверху книзу (под зародышевым диском); при замыкании борозды лежащая наверху часть превращается в медуллярную трубку (рис. 25), а направленная книзу часть борозды, помещающейся на нижней поверхности зародышевого диска, переходит главным образом в задний конец кишечной трубки *d*. Связь обеих трубок у *Acanthias* сохраняется до образования анального отверстия, после чего она прекращается. Часть нервной трубки, лежащая под хордой, постепенно перемещается кверху, на спинную сторону хорды, и еще долго сохраняется здесь под видом большого тонкостенного пузыря. Это описание не удостоилось никакого внимания со стороны большинства исследователей, которые занимались в последнее время наблюдениями над развитием *Plagiostomi*; что же касается специального вопроса о связи задних концов нервной и кишечной трубок,

* Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. I, табл. VII, рис. 17 и 18.

то Бальфур (Balfour) * совершенно неправильно приписывает это открытие себе. Помимо выше упомянутой русской работы, я высказывался по тому же вопросу в другой своей статье,** где касался также и осетровых и аксолотля. Бальфур мог таким образом легко узнать, кому принадлежит заслуга этого открытия. Земпер, имевший также в своих руках мою статью о развитии *Acanthias*, не желает ее цитировать потому, что она написана по-русски.*** Удобный способ вновь открывать уже открытое!

Эта связь нервной и кишечной трубок, или непосредственный переход их из одной в другую около заднего конца хорды, была описана из других позвоночных у осетровых уже в 1870 г.; **** у аксолотля она была установлена Бобрецким.*****

Об этом явлении подробно говорилось в статье о развитии осетровых, причем известное уже со времени Бэра внедрение так называемой пробки отверстия Рускони в нервную трубку объяснялось в том смысле,****** что нервная и кишечная трубки у эмбрионов образуют в сущности одну единственную трубку, изогнутую на заднем конце, и что, таким образом, пробка, состоящая из клеток питательного желтка, легко могла проникнуть в медуллярный канал. Таким образом, в отношении эмбрионов *Amphioxus*, осетровых, *Plagiostomi* и по крайней мере некоторых (если не всех) амфибий следует

* F. M. Early Stages in the Development of Vertebrates, p. 8.

** Weitere Studien über die Entw. d. Ascidien. Arch. f. micr. Anat., Bd. VII, S. 114.

*** Semper. Stammesverw. d. Wirbelth. u. Wirbellosen, S. 15. «Работу Ковалевского, к сожалению, я не могу цитировать, поскольку она написана по-русски».

**** Die Entwickelungsgeschichte der Störe. Melanges biologiques. Извлечение из Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersb., t. VII, 1869—1871, p. 171.

***** Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, S. 114.

****** Такое объяснение давалось и Гётте, без ссылки, однако, на нашу статью о развитии осетровых.

считать за установленный факт, что нервная и кишечная трубки составляют одну простую трубку, загнутую на заднем конце около острия хорды.

В последнее время эта связь была тщательно исследована Гётте (Goette) в его истории развития жерлянки. Чтобы дать здесь более ясное представление об этой связи, я заимствую несколько рисунков из его атласа. На рис. 26 я привожу ту стадию развития жерлянки, когда мы видим еще остаток отверстия Рускони, или первичный рот, или, точнее говоря, отверстие впячивания *ео* и окружающие его и простирающиеся дальше вперед медуллярные пластинки. Эта стадия особенно интересна для нас, так как мы совершенно ясно и недвусмысленно видим здесь, что отверстие Рускони, иначе первичный рот, или отверстие впячивания, так же как и у осетровых,* окружено сзади медуллярными пластинками. Этот пункт чрезвычайно важен для нас в целях позднейшего уяснения нервной системы позвоночных и аннелид.

На рис. 43 Гётте дает более позднюю стадию развития, которую мы воспроизводим на нашем рис. 27, причем я рисую первичный рот *ео* не так, как его дает Гётте, а так, как его можно наблюдать у осетровых, а именно в виде весьма заметного белого пятна или отверстия, сквозь которое просвечивает состоящий из белых клеток желточный зачаток. При замыкании спинной борозды, т. е. при срастании медуллярных пластинок и образовании нервной трубки, первичный рот *ео* становится каналом, связывающим ниже лежащую кишечную трубку с только что образовавшейся нервной трубкой. Мы видим это также вполне отчетливо на рис. 38, представленном Гётте, и на рис. 25 у *Acanthias*, как и у *Amphioxus* на рис. 7.

Если мы обратимся теперь к эмбриональным процессам у животных, стоящих ближе всего к позвоночным, хотя и не принадлежащих к ним, — оболочников, — мы встретим у них

---

* L. c., стр. 174, 176 и 177, рис. 2, 3, 5 и 6.

совершенно сходные явления, только в их простейшей и легко обозримой форме. И у них также отверстие впячивания или первичный рот помещается на заднем конце спинной борозды,* и здесь оно также окружается замыкающейся медуллярной трубкой ** и долго еще остается в качестве соединительного отверстия между нервной и кишечной трубками.*** Эта связь нарушается лишь много позднее, ко времени отрастания хвоста, когда клетки хорды начинают усиленно расти в длину. Благодаря незначительному количеству клеток, из которых состоит эмбрион простых асцидий, можно великолепно проследить эти процессы.****

Таким образом, в отношении тех позвоночных, у которых развитие совершается путем впячивания однослойной бластодермы, мы можем считать установленным, что отверстие впячивания, или п е р в и ч н ы й р о т, огибается медуллярными пластинками и вследствие их усиленного энергичного роста перекрывается и закрывается ими, причем само оно оказывается лежащим в просвете нервной трубки.

Что касается строения медуллярных пластинок, они или представляют собою простые продольные полосы, возникающие вследствие увеличения количества клеток верхнего листа, или сильно утолщенные места особого, лежащего под наружным эпителием, так называемого нервного слоя, открытого и описанного Штриккером (Stricker). Я заимствую один рисунок этих пластинок (а именно 74-й) из атласа Гётте; на этом рисунке (рис. 28) можно видеть обе симметрично лежащие по отношению к средней линии медуллярные пластинки *mp* в их отношении к верхнему листу. Мы находим, что они состоят из двух параллельных полос преимущественно нижнего слоя верхнего листа, и убеждаемся, кроме того, что после замыкания

---

* L. c., Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, табл. XI, рис. 13, *eo*.

** L. c., табл. XI, рис. 15 и 16.

*** L. c., рис. 16, *eo*.

**** L. c., рис. 16, 20 и 23

борозды наружный слой становится эпителием центрального канала, а вся нервная масса развивается главным образом за счет нижнего слоя. Следовательно, и здесь нервная система возникает не из наружного эпителиального слоя, а преимущественно из лежащих под ним клеток.

Я потому так долго задержался на этих хорошо известных вещах, что они будут весьма важны для нас при последующем сравнении с развитием нервной системы у червей.

Чтобы перейти теперь к последним, сравним эмбриональную стадию дождевого червя (рис. 29) по ее форме, строению и происхождению с одной из описанных уже нами стадий развития *Amphioxus*, представленной на рис. 1 этой статьи. После дробления у *Lumbricus* возникает сегментационная полость, окруженная рядом клеток, и позже одна половина бластодермы впячивается в другую. Отверстие впячивания остается на одной стороне, и через него проникает во внутреннюю полость эмбриона окружающий белок. Отверстие впячивания, первичный рот позвоночных, становится, таким образом, с самого же начала ртом и остается таковым на всех последующих стадиях и даже у взрослого червя. Вокруг отверстия впячивания и вдоль спинной стороны (соответственно брюшной) (рис. 29) эмбриона вытягиваются два тяжа, образующие полосы и состоящие из утолщения верхнего и лежащего под ним среднего листа. Утолщение верхнего листа представляет две продольные полосы *mp*, окружающие ротовое отверстие и доходящие по спинной стороне до заднего конца эмбриона.

На поперечном разрезе эмбриона *Lumbricus*, представленном на рис. 30, мы видим эти утолщенные места верхнего листа. напоминающие подобные утолщения у амфибий. Они не что иное, как медуллярные пластинки, или тяжи клеток, из которых возникает нервная система. У червей, как и у амфибий, эти собственно медуллярные пластинки покрыты одним слоем клеток верхнего листа, и при образовании нервных тяжей они отделяются от этого наружного слоя, который у червей обращается в наружный эпителий, а у амфибий — в эпите-

лий центрального канала, в обоих случаях — в эпителиальное образование, не принимающее никакого непосредственного участия в образовании нервной системы. У *Lumbricus* (рис. 29), так же как у жерлянки (рис. 27) и других амфибий, медуллярные пластинки окружают и сзади и спереди отверстие впячивания, и в этом отношении (точнее, в отношении к этому отверстию) расположение медуллярных пластинок у *Lumbricus* и у амфибий совершенно одинаково. Разница разве только в количественном развитии медуллярных пластинок, которые у позвоночных выступают далеко над поверхностью эмбриона и, подымаясь все выше, встречаются и замыкаются в нервную трубку, причем отверстие впячивания попадает в центральный канал нервной системы. У позвоночных животных это отверстие никогда не становится ротовым и в этом смысле может действительно считаться, как предлагает Геккель, лишь первичным ртом.

У червей медуллярные пластинки никогда не развиваются так, как у позвоночных животных; они всегда остаются довольно плоскими и не возвышаются значительно над поверхностью эмбриона. Таким образом, если на первых стадиях, при первом своем возникновении, медуллярные пластинки закладываются у червей и позвоночных животных совершенно одинаково, то впоследствии в их относительном развитии появляется различие. У червей они никогда не подымаются настолько, чтобы покрыть отверстие впячивания, и последнее становится ротовым отверстием у эмбриона и у самого взрослого червя.

Имея теперь представление о главных моментах образования нервной трубки у позвоночных и цепочки ганглиев у аннелид, попытаемся сравнить между собою эти процессы.

Первые процессы дробления, впячивание одной из половин бластодермы и смещение отверстия впячивания на невральную сторону — происходят у червей и у позвоночных совершенно одинаково. Сходным образом как простое, парное, симметричное и продольное утолщение верхнего листа

возникают в обоих упомянутых классах животных также и медуллярные пластинки.

Нервные, или медуллярные, пластинки червей (рис. 29, *mp*) на первых стадиях своего развития совершенно одинаковы по положению и стоят в том же отношении к эмбриону, что и медуллярные пластинки у *Amphioxus* (рис. 1) и у амфибий (рис. 27). Сравнивая эмбрионов жерлянки (рис. 27) и *Lumbricus* (рис. 29), мы усматриваем совершенно тождественные отношения между зачатками различных органов; *eo* на обеих фигурах представляет отверстие впячивания, *mp* — медуллярные пластинки, одинаково окружающие отверстие впячивания и продолжающиеся вдоль невральной стороны эмбриона. Их взаимное положение и способ их образования настолько тождественны, что на медуллярные пластинки зародыша *Lumbricus* и амфибий можно смотреть как на г о м о л о г и ч н ы е образования.

Дальнейшие процессы образования нервной системы из этих гомологичных медуллярных пластинок различаются лишь в том отношении, что у червей они остаются в одном и том же положении до начала гистологического дифференцирования нервных элементов или до отделения их от верхнего листа, между тем как у позвоночных — вследствие более сильного развития массы медуллярных пластинок — вставляются новые эмбриональные процессы, именно уничтожения медуллярных пластинок как таковых и их замыкания в нервную трубку.

Но так как уничтожение медуллярных пластинок и их замыкание в нервную трубку у позвоночных животных есть только следствие более сильного развития эмбриональных зачатков нервной системы у этого класса, то и эти, так сказать, количественно разные процессы не могут совершенно помешать проводить гомологию между нервными системами червей и позвоночных.

На основании всех приведенных данных мы можем, следовательно, принять, что медуллярные пластинки *Lumbricus*

и амфибий — гомологичные образования. Признавая это, мы должны также принять и дальше, что происходящие из тех же медуллярных пластинок нервы — брюшная цепочка и головной мозг у червей и нервная трубка у позвоночных — гомологичны. Эта гомология должна быть распространена на всю центральную нервную систему обоих классов животных, иными словами: вся лежащая над хордой нервная система позвоночных животных гомологична всей центральной нервной системе червей, т. е. их головному мозгу и брюшной цепочке.

Считаясь с неопровержимо установленным теперь фактом, что отверстие впячивания у эмбрионов позвоночных животных (*Amphioxus*, осетровые, амфибии и также асцидии) и червей (аннелиды) окружено медуллярными, или нервными, пластинками и что данное отверстие при более слабом развитии медуллярных пластинок непосредственно переходит в ротовое отверстие (аннелиды), а при более сильном (позвоночные животные) перекрывается медуллярными пластинками и ведет в центральный канал, — мы приходим к ясному выводу, что положение головного мозга аннелид на спинной стороне и цепочки ганглиев на брюшной стороне кишечного канала нисколько не противоречит расположению нервной системы позвоночных на спинной стороне кишечного канала. Мозг, или головной ганглий, аннелид развивается из той части медуллярных пластинок, которая у эмбрионов позвоночных лежит позади отверстия впячивания, следовательно из той части, из которой ведет свое начало у позвоночных задний конец спинного мозга. Расположение центральных частей нервной системы по обеим сторонам кишечного канала, наблюдаемое у червей, также не дает ни малейшего основания отвергать гомологию нервных систем червей и позвоночных. Это явление объясняется очень просто и представляет только следствие значительного развития массы эмбрионального зачатка нервной системы позвоночных.

Степень развития одного и того же органа, к каким бы внешним различиям она ни приводила, еще ничего не говорит против гомологии.

Приводимые данные, таким образом, являются для нас твердым основанием для попыток решения вопроса о гомологии центральной нервной системы позвоночных и беспозвоночных животных. Из тех же данных следует, что мы не должны рассматривать головной мозг позвоночных и беспозвоночных как соответствующие друг другу части: эти образования гомологичны лишь постольку, поскольку они являются теми же частями общей нервной системы, но не в отдельных подразделениях. Наоборот, можно сказать с большой вероятностью, что головной ганглий аннелид и головной мозг позвоночных — только физиологически соответствующие один другому образования, т. е. что они в узком смысле слова аналогичны, но не гомологичны друг другу, иными словами — нервные системы данных классов животных гомологичны в целом, а в своих отдельных частях только аналогичны.

Приведенные факты тем не менее позволяют нам гомологизировать нервную систему аннелид и позвоночных, причем они же объясняют нам причину расположения нервной системы аннелид по обеим сторонам кишечного канала. Таким образом, устранилось одно из затруднений, стоявших на пути к гомологизированию, но теперь вновь выдвигается важный вопрос, где и как найти переходную форму между обеими формами нервной системы.

Странное образование нервной системы у эмбрионов многих позвоночных (*Amphioxus*, амфибии, осетровые, *Plagiostomata*), у которых кишечная и нервная трубки представляют одну непрерывную трубку, позволяет нам сделать предположение, что, быть может, когда-нибудь существовали и даже существуют где-нибудь теперь формы, обладающие трубкой, гомологичной нервной трубке позвоночных, но она выполняет иные функции, например представляет часть кишечного канала. Каким бы странным ни казалось такое предположение, оно

не идет вразрез с ныне господствующим воззрением, что эмбриональные образования, эмбриональные стадии представляют фактические, существующие формы.

Действительно, нечто подобное представляют такие формы, как *Bryozoa*; их кишечный канал имеет форму *v*, между верхними концами которого лежит нервный ганглий. При желании вывести нервную систему позвоночных от этих форм, пришлось бы предположить, что из одного колена этого *v* следует вывести нервную систему, а из другого — кишечный канал позвоночных. Держась такого способа объяснений, можно было бы прибегнуть и к вымершим животным. Можно было бы сказать, что промежуточные формы с нервной системой, которая стояла по своему строению между нервными системами червей и позвоночных, вымерли. Может быть, с бóльшим правом можно бы было утверждать, что нервные системы аннелид и позвоночных должны рассматриваться как две различные по форме и направлению ветви, происходящие от одной общей основной формы, резко отличающейся от обеих существующих ныне форм, что прямых переходных форм теперь нельзя искать, что их никогда не существовало, что они заключаются только в одной общей исходной форме.

Другая попытка объяснения могла бы основываться на том, чтобы не искать никаких переходных форм, не предполагать никаких животных форм, у которых нервная система позвоночных представляла бы часть кишечного канала, а просто принять образование нервной трубки вокруг отверстия впячивания за простое следствие усиленного развития медуллярных пластинок.

Какое из этих воззрений правильно или они оба ошибочны, решать еще преждевременно. Ведь это не больше как попытки объяснить различия в образовании нервной системы обоих классов. Я вполне сознаю всю недостаточность моих объяснений; мы так еще мало знаем о происхождении нервной системы у различных беспозвоночных животных; до сих пор едва ли решены самые общие вопросы.

В данном отношении могли бы быть особенно полезны, как мне думается, исследования, направленные на выяснение судьбы отверстия впячивания и его краев у различных животных. Более точное изыскание судьбы упомянутого отверстия у *Sagitta*, гефирей, мшанок и иглокожих могло бы иметь, я уверен в этом, величайшее значение. В этом отношении наиважнейшие вопросы ждут еще своего решения.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. Гаструла *Amphioxus*: *eo* — отверстие впячивания; *pr* — первичная борозда: *u* — нижний, *h* — верхний лист; *v* — образование первого первичного позвонка.

Рис. 2. Несколько более развитая личинка *Amphioxus*. Сзади от *1* до *2* первичная борозда уже замкнулась в трубку, *3* представляет переднюю границу приподнятых краев борозды; *eo* — отверстие впячивания.

Рис. 3. Та же личинка сбоку.

Рис. 4. Более развитая личинка: *pr* — первичная борозда; *eo* — замкнутая часть, начиная с отверстия впячивания вверху, вследствие срастания краев первичной борозды; *n* — еще не замкнувшаяся часть борозды.

Рис. 5. Более развитая личинка: *1*, *2*, *3* и *4* — зачатки первичных позвонков; *n* — отверстие, через которое еще открывается наружу нервная трубка. На левой стороне изображены первичные позвонки при более высокой установке микроскопа, на правой — они же при более низкой.*

Рис. 6. Еще более развитая личинка сбоку: *1*, *2*, *3*, *4* и *5* — первичные позвонки; *n* — нервная, или медуллярная, трубка; *n'* — ее отверстие наружу; *eo* — остаток отверстия впячивания.

Рис. 7. Еще более развитая личинка, рассматриваемая сбоку.

Рис. 8. Задний конец молодого *Amphioxus*: *f* — хвостовой плавник; *h* — задний конец нервной трубки; *a* — заднепроходное отверстие; *ch* — хорда; *n* — нервная трубка.

Рис. 9. Хорда и нервная трубка личинки, снабженной многими жаберными щелями: *n* — нервная трубка; *b* — ее задний конец, вздувшийся пузырем.

Рис. 10. Поперечный разрез гаструлы: *mm* — медуллярная пластинка, *r* — края первичной борозды; *u* — нижний лист; *o* — наружный лист; *d* — полость кишки.

---

* В подлиннике опять по сравнению с основным текстом ошибка: вместо «левой» стоит «правой», и обратно. — *Ред.*

Рис. 11. Поперечный разрез личинки, занимающей промежуточное место между стадиями, представленными на рис. 4 и 5; первичная борозда уже замкнута: *r* — медуллярная пластинка; *u* — первичный позвонок; *c* — зачаток хорды; *d* — полость кишки; *db* — листок кишечной полости.

Рис. 12. Поперечный разрез личинки, стоящей очень близко к изображенной на рис. 7, может быть только несколько более молодой, из заднего конца: *uwh* — полость первичного позвонка; *nr* — спинной мозг; остальные обозначения те же, что на рис. 11.

Рис. 13. Поперечный разрез той же личинки, только из передней половины тела; полость первичного позвонка уже совершенно отделилась от полости кишки.

Рис. 14. Поперечный разрез личинки, более зрелой, чем изображенная на рис. 7, но еще до образования ротового отверстия.

Рис. 15. Поперечный разрез личинки, задний конец которой был представлен на рис. 8; ротовое отверстие и жаберная щель уже образовались.

ТАБЛИЦА II

Рис. 16. Поперечный разрез личинки *Amphioxus* в задней части тела за Porus abdominalis; у личинки уже образовалась жаберная полость: *rm* — спинной мозг; *ch* — хорда; *m* — мышцы; *ug* — подкожная ткань; *d* — эпителий кишечного канала; *p* — перитониум; *g* — сосуд; *lh* — полость тела.

Рис. 17. Поперечный разрез того же *Amphioxus*, несколько ближе к Porus abdominalis: *bf* — брюшной плавник; *f* — обе боковые складки.

Рис. 18. Поперечный разрез еще дальше кпереди; брюшного плавника уже не видно; обе боковые складки *f* значительно развиты, и в них проникает полость тела.

Рис. 19. Поперечный разрез еще дальше кпереди; обе складки слились и окружают жаберное пространство *kr*: *lh* — полость тела; *ae* — наружный эпителий; *e* — эпителий, выстилающий полость тела.

Рис. 20. Поперечный разрез еще дальше кпереди: *d* — половые железы.

Рис. 21. Поперечный разрез еще дальше кпереди, на котором мы встречаем первую жаберную щель *ks*.

Рис. 22. Поперечный разрез того же *Amphioxus* еще дальше кпереди; здесь на разрезе мы видим уже две жаберные щели.

Рис. 23. Часть поперечного разреза взрослого *Amphioxus*: *kr* — жаберное пространство; *g* — эпителий слепого мешка (неразвитые половые железы (?); *h* — эпителий жаберного пространства.

ГОМОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ТАБЛИЦА III

Рис. 24.* Зародышевый диск *Acanthias*: *ea* — зачаток эмбриона; *p* — первичная борозда.

Рис. 25. Молодой эмбрион *Acanthias* с двумя жаберными щелями; очень хорошо виден переход нервной трубки *n* в кишечный канал *d*.

Рис. 26, 27 и 28 я заимствую из атласа Гётте «История развития жерлянки»; на всех рисунках одни и те же обозначения: *eo* — отверстие впячивания; *mp* — медуллярные пластинки; *r* — первичная борозда; *ch* — хорда.

Рис. 29 и 30, относящиеся к развитию *Lumbricus*, я беру из своей статьи «К развитию червей и членистоногих».**

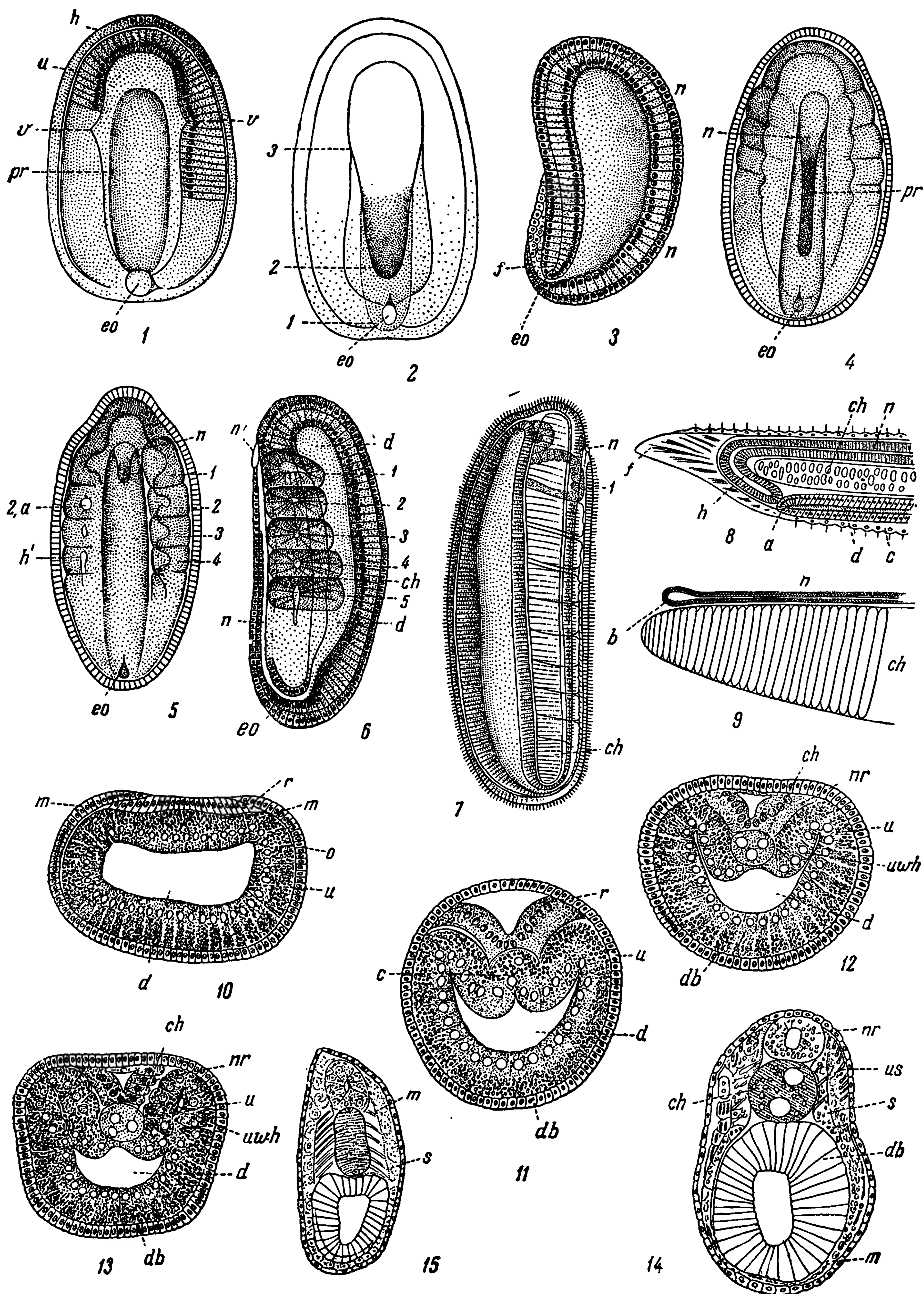
Рис. 29. Эмбрион *Lumbricus*: *eo* — отверстие впячивания, или ротовое отверстие, эмбриона; *mp* — медуллярные пластинки.

Рис. 30. Поперечный разрез того же эмбриона: *d* — кишечножелезистый лист; *m* — средний лист; *n* — медуллярные пластинки.

---

* Оба рисунка взяты из моей статьи о развитии *Acanthias*. Зап. Киевск. общ. испыт. природы, т. I, 1871.

** Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII série, t. XVI, N 12, Taf VII.



27 А. О. Ковалевский

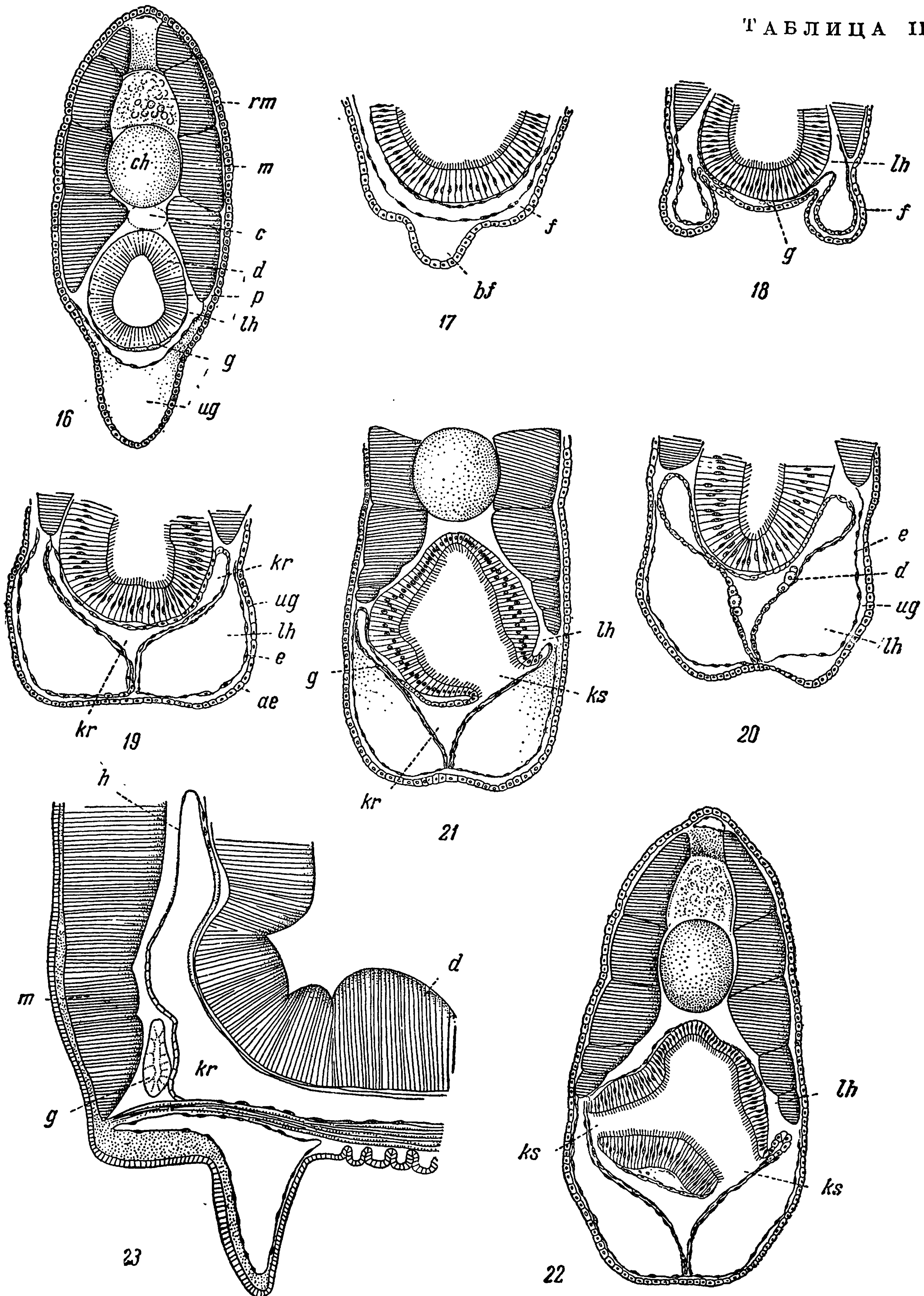
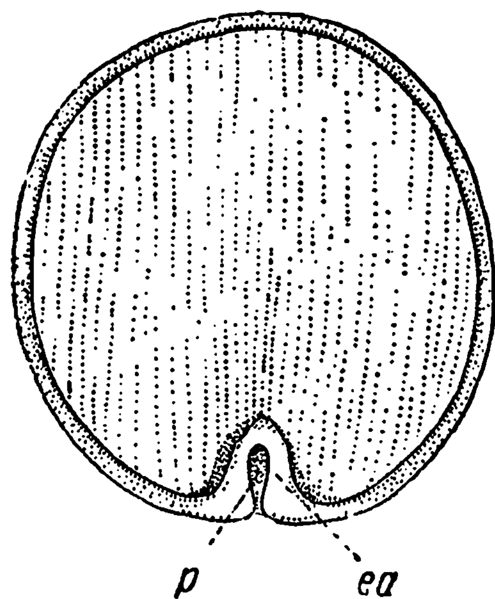
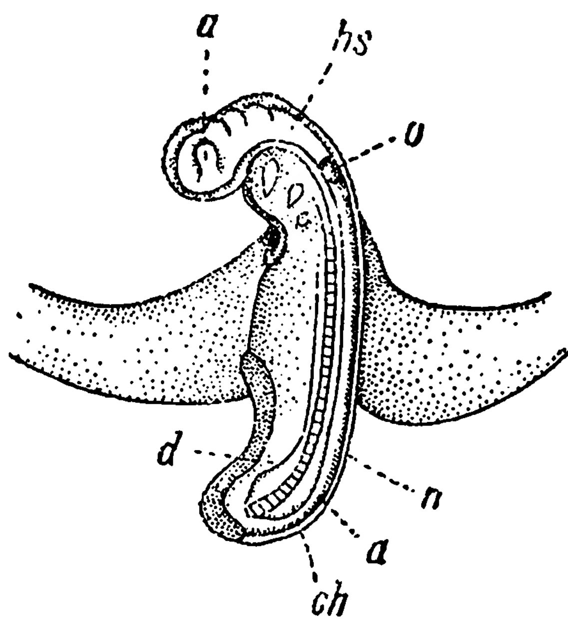

rm
ch
m
c
d
p
lh
g
ug
16
f
bf
17
lh
f
g
18
kr
ug
lh
e
ae
kr
19
lh
g
ks
kr
21
e
d
ug
lh
20
h
d
m
kr
g
23
lh
ks
ks
22

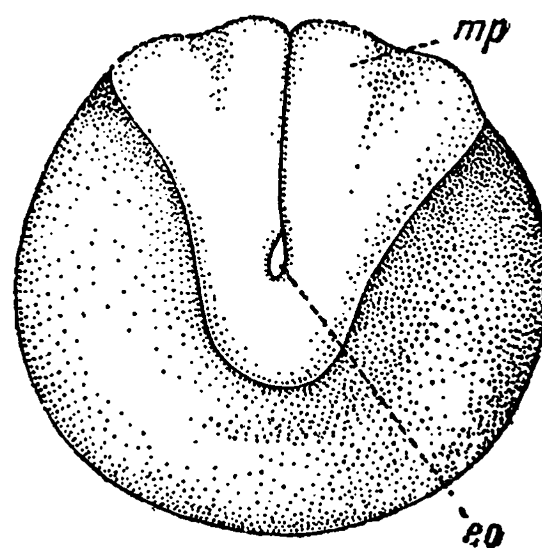
ТАБЛИЦА III



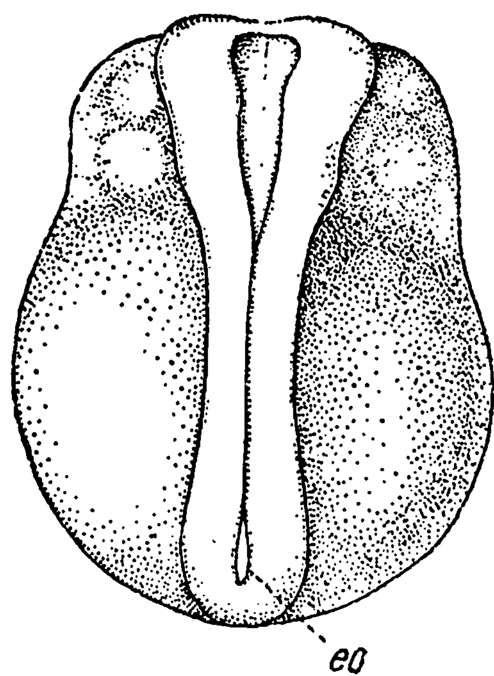
24



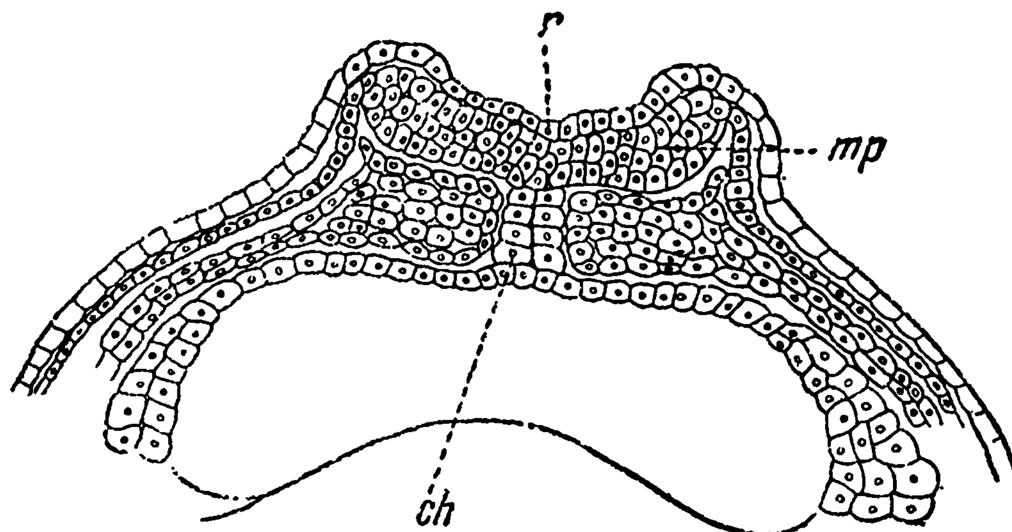
25



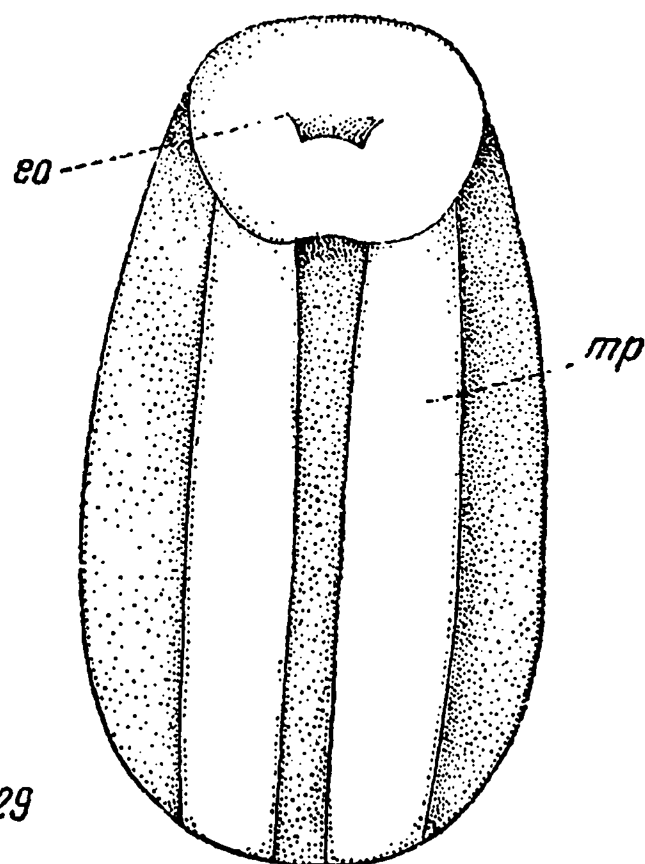
26



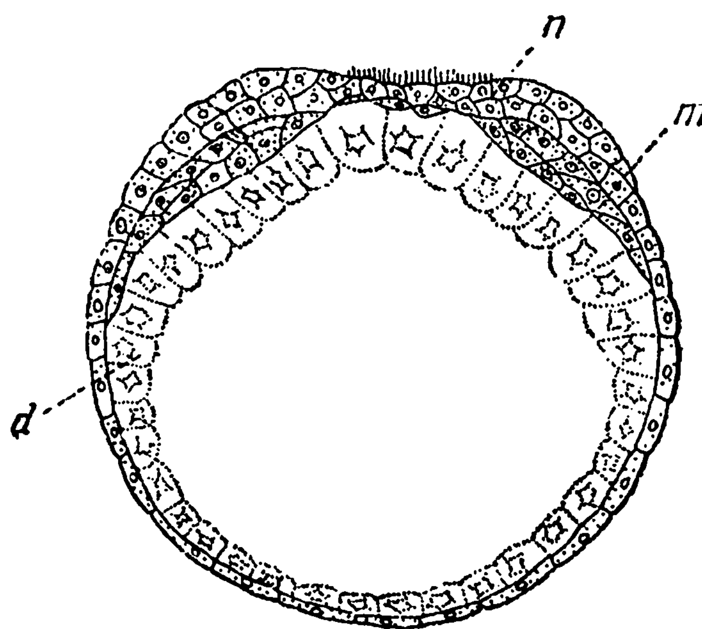
27



28



29



30

О ПЛАНАРИЕОБРАЗНОМ САМЦЕ БОНЕЛИИ

В продолжение нескольких лет моего пребывания на берегах Средиземного моря я постоянно искал бонелию, чтобы исследовать ее развитие. Многие данные говорили в пользу значительного интереса эмбриональных процессов бонелии, именно ее положение в системе и то обстоятельство, что, будучи живородящею, она давала возможность получить на нескольких экземплярах все стадии развития. Все мои старания достать бонелий оказывались тщетными до августа 1868 г. Изобилие бонелий найдено было мною недалеко от Триеста, на острове Керсо. Первый раз я приехал туда в начале августа и нашел бонелий с весьма развитыми половыми продуктами, но развитие зародыша еще не начиналось, пришлось уехать. Спустя около 8 недель, в конце сентября, я снова возвратился на Керсо; дело оказалось в таком же положении, хотя количество яиц в матке и было далеко значительнее. Но в эту вторую поездку я встретился с одним обстоятельством, близко касающимся естественной истории бонелии, обстоятельством, которое и составляет предмет этой заметки.

Подробнее исследовали бонелию первоначально Смарда (Smarda) * и затем Лаказ-Дютье (Lacaze-Duthiers); ** последнему мы обязаны превосходным и подробным описанием бонелии; через его руки прошло до сотни экземпляров и, несмотря на это, он не встретил ни одного самца. Смарда имел тоже

---

* K. Smarda. Zur Naturgeschichte der Adria. Sitzungsber. der Math.-naturwiss. Klasse d. Akad. Wien, 1852, Bd. II.

** Lacaze-Duthiers. Recherches sur Bonellie. Ann. Sci. Natur. Zool. 4-me série, v. X, p. 49.

самок; во время моего пребывания на Керсо в августе я исследовал до 50 бонелий — и все самок. Во время моего второго посещения Керсо, рассматривая наружную часть выводного канала матки, лежащего между воронкою и наружным половым отверстием (рис. 2, *v*), я находил в нем паразитических планарий, на которых первоначально не обратил никакого внимания. Но мне вскоре как-то бросилась в глаза в теле этих планарий белая полоса; исследуя ее поближе, я нашел, что это наполненный семенными нитями мешок, и вся организация планарии показалась мне какой-то странной; взяв другую, третью и четвертую планарию, я нашел, что это все самцы. Число этих планарий в каждой бонелии, смотря по величине последней, колеблется между двумя и семью, меньше двух и больше семи я никогда не находил. Я взял другую бонелию, в ней оказалось шесть таких планарий и тоже все самцы; я взял третью, очень большую бонелию, у которой матка была наполнена огромным количеством яиц; у ней нашлись четыре планарии, притом мешок с семенными нитями очень широк и тянулся почти до самого заднего конца тела.

Изучая затем ближе организацию этих странных самцов, я нашел некоторые черты, напоминающие обыкновенную бонелию, и это заставило меня принять, что мои паразитические планарии есть не что иное, как самцы бонелии. Я затем перерезал еще до 30 бонелий и исследовал больше ста этих планарий, и все оказывались самцами, причем развитие их семенеприемника [69] постоянно шло рядом с бо́льшим или меньшим количеством яиц, заключенных в матке самки.

Организация планариеобразного самца до крайности проста (рис. 3). Длина его достигает от 1,5 до 2 мм, все тело водянисто-зеленого цвета, покрыто совершенно однообразным слоем мерцательных ресничек; посередине тела тянется пищеварительный канал, начинающийся на брюшной стороне тела, недалеко от переднего конца, ротовым отверстием и продолжающийся в ясно очерченной полости тела до заднего конца, которого, однако, он не достигает. В передней части тела за-

мечается другой трубчатый, идущий рядом с пищеварительным каналом орган, открывающийся наружу на самом переднем конце тела, наполненный семенными телами и сообщающийся своим задним концом через особую мерцательную воронку непосредственно с полостью тела; нервов я не нашел никакого признака.[70] Тем концом, на котором лежит отверстие приемника семени, планария двигалась вперед, описывая обыкновенно в воде круговые движения благодаря покрывающих ее тело мерцательных ресничек.

Переходя теперь к более подробному описанию отдельных органов, мы начнем наше описание со строения стенок тела. Все тело, как сказано, покрыто мерцательными ресничками, не очень длинными, но столь плотно прижатыми друг к другу, что при небольшом увеличении они образуют как бы светлую кайму вокруг всего тела планарии. Мерцательные реснички расположены на весьма тонкой верхней кожице (cuticula), покрывающей весь эпителий, состоящий из весьма неясно очерченных клеток, расположенных в несколько слоев (рис. 5, *e*); на заднем конце этот слой значительно удлиняется вследствие весьма сильной плоскости этой части тела. Под эпителием расположены ясно видимые продольные мышцы. Под мышечным слоем расположен слой, представляющийся зернистым и состоящий из неправильно сгруппированных масс ядер с окружающей их протоплазмой.

Пищеварительный канал состоит, как сказано, из простой, суживающейся к ее концам трубки, выстланной весьма плоскими, покрытыми мерцательными ресничками, клетками; над этими клетками расположен слой поперечных и затем продольных мышц, а над последними на всей средней части пищеварительного канала расположены большие, наполненные желтым веществом железистые клетки, сходные с таковыми же на желудке самки бонелии. Пищеварительная трубка окрашена в желтовато-бурый цвет, наполнена обыкновенно каким-то слизистым беловатым веществом и производит постоянные перистальтические сокращения то в ту, то в другую сторону.

Есть ли заднепроходное отверстие, я не могу убедиться с достаточной ясностью, и только значительно утончающаяся кзади трубка пищеварительного канала заставляет меня предполагать таковое; впрочем и ротовое отверстие, имеющее форму продольной щели, удается видеть не всегда и далеко не резко.[71]

Из других внутренних органов мы находим только приемник семени (рис. 3, *rs*), оканчивающийся на переднем конце весьма тонкой, но резко очерченной трубкой и состоящий в средней своей части из довольно толстого и длинного мешка, который лежит или между пищеварительной трубкой и правой стенкой тела, или, когда в нем много семенных нитей, занимает и боковую и спинную части тела и совершенно сжимает пищеварительную трубку. Стенки этого мешка состоят из мышечного и эпителиального слоя и при его отпрепарировании он значительно стягивается. На нижнем конце этого мешка замечается довольно значительная перетяжка, и за ней помещается воронкообразный орган (рис. 4, *t*), сообщающийся своим узким горлышком с полостью приемника семени. Вся внутренняя поверхность воронки покрыта весьма сильными мерцательными ресничками, производящими здесь постоянный круговорот. Полость приемника семени выполнена семенными нитями, состоящими из продолговатой головки и длинного хвоста (рис. 7). Что касается, затем, собственно половых желез, то они не обособлены, а половые продукты развиваются из выстилающего стенки тела уже упомянутого зернистого слоя. Этот слой, как уже сказано, состоит из лежащих в несколько слоев ядер и окружающей их протоплазмы; от него отделяются комки, состоящие из центрального светлого пузыря (рис. 6, *a*), окруженного сначала довольно большими, затем становящимися все меньшими пузырьками, которые затем вытягиваются несколько в длину, и, наконец, у них вырастают хвостовые нити, и они превращаются в семенные тела, прикрепленные головками к увеличивающемуся светлому центральному пузырю (рис. 6, *c*); в этом виде они совершенно напоминают подобные же стадии развития семенных нитей у дождевого червя.

В этом скученном состоянии семенные нити плавают в полости тела и, подходя к водовороту, образуемому мерцательными ресничками воронки, отрываются от светлого пузыря и проникают в приемник семени, а центральный светлый пузырь, вероятно, растворяется, так как в приемник он никогда не проникает. В приемнике лежат только вполне сформированные и зрелые семенные нити.

Такова организация описываемого нами самца бонелии; несмотря на ничтожную величину, тело его весьма плотно, твердо и только весьма мало может изменять свои контуры и почти совершенно не в состоянии суживаться. Своим передним концом он постоянно как бы буравит или старается проползти: так, если его положить на объектное стекло и покрыть покрывательным стеклышком с бумажными, боковыми предохранительными пластинками, то он непременно заберется под эти пластинки; если на объектном стекле много воды и он выйдет из покрывательного стекла, то он снова сейчас же возвращается и старается под него подползти; точно так же, если тут же под стеклом лежат куски тела самой бонелии, он непременно старается подлезть под них; вообще в нем замечается стремление забираться во всякие щели, вероятно, от его образа жизни между складками выводного канала матки.

Сравнивая приведенные нами данные об организации самцов и самок бонелий, мы находим между ними сходство только в строении половых органов; во всем же остальном замечается такое различие, что, конечно, всякий признал бы самцов за хотя и довольно оригинальную, но все же турбелларию, форму, представляющую что-то среднее между планариями и немертинами, каков, например, род *Dinophilus*.* Для сравнения строения половых органов у тех и других я привожу рисунок строения матки бонелии; воронка матки далеко более и самостоятельнее развита, но представляет собственно тот же типический орган.

---

* **Van-Beneden.** Bull. de l'Acad. de Belg., t. 18.

Уже прошло более года, как я сделал это наблюдение и, хотя мною, кажется, собрано и достаточно фактов для подтверждения высказываемого мною ныне утверждения о натуре этих паразитов, я и сам еще не могу окончательно отрешиться от некоторого сомнения, и если решаюсь теперь публиковать то, что я уже письменно сообщил весьма многим, то чтобы вызвать тех, кому доступен берег моря, обратить внимание на это обстоятельство и подтвердить или опровергнуть его новыми наблюдениями. Мне еще потому не хотелось удерживать далее это наблюдение, что с положительным разрешением и признанием его мы имели бы весьма знаменательный факт одного вида животного, половые особи которого были бы представителями различных классов.[72]

Возвращаясь в Триест из Керсо я привез несколько живых бонелий и, хотя они и были очень близки к смерти, я все же мог принести одну к находившемуся тогда в Триесте профессору Бабухину, при нем ее разрезать, причем в ее матке были найдены две планарии, которые обе оказались самцами. До сих пор вопрос о диморфизме представлялся уже не раз натуралистам, в особенности в различном строении особей паразитических ракообразных и нематод, но тут преимущественно являлись уродливые формы, не представляющие различий ни семейных, ни отрядных, а просто отклонения в организации в ту или другую сторону, обусловливаемые способом паразитизма.

Так как бонелия принадлежит к числу форм, мало знакомых неспециалистам, то я счел полезным приложить и рисунок самки бонелии в том виде, как ее представил Лаказ-Дютье,* точно так же как и рисунок строения ее половых органов, чтобы возможно было сравнить и тем, у кого под руками нет специальных журналов.

---

* Lacaze-Duthiers, l. c.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Рис. 1. Небольшая бонелия, какою она представляется в очень тихую погоду: *a* — разветвленный на переднем конце хоботок; *b* — тело, помещающееся в дырке камня.

Рис. 2. Бонелия, разрезанная со спинной стороны, все органы, кроме половых, вынуты: *g* — свободно плавающие в полости тела яйца; *r* — прямая или заднепроходная кишка; *m* — матка; *p* — воронкообразный орган, при посредстве которого яйца из полости тела попадают в матку; *v* — та часть матки или влагалища, в котором живут самцы.

Рис. 3. Увеличенный в 70 раз самец бонелии с средним развитием приемника семени: *rs* — приемник семени; *t* — воронка; *d* — пищеварительный канал; *h* — зернистая масса, выстилающая полость тела, от которой отделяются зачатки семенных нитей; *s* — свободно плавающие в полости тела комки семенных тел.

Рис. 4. Приемник семени: *t* — воронка, покрытая внутри мерцательными ресничками.

Рис. 5. Стенка тела: *z* — мерцательные реснички; *e* — наружный слой кожи, состоящий из ядер с окружающею их протоплазмою; *m* — слой продольных мышц.

Рис. 6. Свободно плавающие, в полости тела развивающиеся семенные тела: *a* — клетки, окружающие внутренний светлый пузырек; *b* — внутренний пузырек увеличился, а окружающие его клетки значительно уменьшились вследствие размножения; *c* — внутренний светлый пузырь, на котором уже почти развитые семенные тела прикреплены головками.

Рис. 7. Семенные тела. Увел. 650 раз.

ТАБЛИЦА I

a
m
p
v
4
t
g
o
7
2
rs
t
d
h
s
3
z
a
e
5
m
6
b
b
c
1

К ПОЗНАНИЮ ЭКСКРЕТОРНЫХ ОРГАНОВ

Исходным пунктом моих исследований над органами выделения послужили известные работы Гейденгайна (Heidenhain), Хржонщевского (Chrzonsczewsky), Виттиха (Wittich), по которым в почках позвоночных следует различать два физиологически различных отдела, а именно мальпигиевы тельца и мочевые канальцы.[73] Первые выделяют воду и легко растворимые соли, как хлористый натр, вторые — мочевину, возможно также мочевую кислоту и ее соли. Эти оба отдела почек, по исследованиям выше упомянутых авторов, имеют определенное отношение к двум красящим веществам — к карминовокислому аммонию (аммиачный кармин) и индигосернокислому натрию, resp. индигокармину. Первое выделяется мальпигиевыми тельцами, второе — мочевыми канальцами.

Исследования Гейденгайна, Виттиха и Хржонщевского относятся только к позвоночным, но можно ожидать, что эти же краски выделяются соответствующими органами также у беспозвоночных. В этом направлении также делались различные опыты: Шиндлером (E. Schindler)* на насекомых, Зольгером (B. Solger) ** на головоногих. Оба автора вводили этим животным индигокармин и нашли, что последний выделяется мальпигиевыми сосудами у насекомых и венозными придатками у головоногих.

---

* E. Schindler. Beiträge zur Kenntnis der Malpigi'schen Gefässe der Insekten. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1878, S. 587.

** B. Solger. Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge Cephalopoden. Zool. Anz., 1881, No 88.

Опыты с кормлением продажным порошкообразным карминoм ставились И. Мечниковым * на различных ракообразных (дафнии, *Branchipus* и *Estheria*) и мною на личинках мух,** кроме того, в последние годы — Эйзигом (Hugo Eisig),*** результаты которого недавно опубликованы в его большой работе.

Так как все исследования были единичными работами, то мне казалось, что имеет некоторый интерес методически распространить их на представителей различных типов, а также применить другие вещества и таким образом получить отправную точку для наших морфологических и сравнительно-физиологических соображений.

Хотя я и распространил свои исследования на представителей большинства многоклеточных и, может быть, должен был бы начать изложение с червей или иглокожих, однако результаты, полученные на этих животных, являются наиболее неполными. Поэтому я предпочел держаться вначале таких форм, органы выделения которых лучше всего известны и на которых я получил более определенные результаты.

Я начну с членистоногих и затем разберу моллюсков и червей и, наконец, сделаю некоторые указания об иглокожих и асцидиях.

В моем сообщении я не буду строго держаться зоологической системы, а разберу вначале такие формы, у которых мне удалось наблюдать эти явления наиболее ясно.

Метод моего исследования состоял в том, что я вводил в тело исследуемого животного различные окрашенные вещества, для чего я, руководствуясь величиной животного, впрыскивал краску в тело или, в случае малых форм, кормил ею. Из

* И. Мечников сообщил мне свои исследования только устно.

** Zum Verhalten des Rückengefässen und des giurlandenförmigen Zellenstranges der Musciden während der Metamorphos. Biol. Ctrbl., Bd VI, S. 75.

*** Hugo Eisig. Die Capitelliden. Fauna und Flora Golfes von Neapel. XVI Monographie. Berlin, 1887.

красящих веществ я употреблял кармин, индигокармин, т. е. индигосернокислый натрий, ализаринблау и, по предложению И. Мечникова, лакмус; попутно применялись также некоторые другие краски, которые я укажу в специальной части. Органы исследовались или в свежем виде, или обрабатывались спиртом и затем делались срезы.

Все краски, которые я употреблял, поставлялись мне от Dr. Georg Grüben из Лейпцига, и я очень обязан фирме за чистоту доставляемых реактивов и красок.

Ракообразные

Если раку (*Astacus*) впрыснуть 1% раствор аммиачного кармина, то уже через несколько часов можно заметить, что терминальный мешочек * антеннальной железы начинает окрашиваться и постепенно все больше и больше краснеть. На протяжении двух или трех дней окраска достигает максимума, и если теперь исследовать клетки терминальных мешочков, то оказывается, что последние заполнены красными пузырьками, или зернышками.

Ядра клеток остаются совершенно нормальными и белыми, только зернышки принимают красную окраску. Зернышки довольно равномерно распределены в клетках и наполняют последние почти полностью; на периферии, т. е. на тех концах клеток, которые направлены в просвет железы, эти зернышки собираются в маленькие комки, которые отделяются от вещества клетки и выпадают в просвет железы. Эти наполненные красными зернышками комки образуют продукт выделения терминальных мешочков. У Гроббена (Grobben) эти клетки очень верно изображены на рис. 12; представленные на правой стороне рисунка выступы клеток образуют именно эти впадающие в просвет комки. Если впрыснуть 1% раствор

* Я принимаю обозначения, которые ввел Гроббен в своей работе, посвященной изучению антеннальных желез ракообразных.

индигокармина, т. е. индигосернокислый натр, то синяя краска воспринимается и выделяется только мочевыми канальцами, терминальный же мешочек остается совершенно бесцветным. Выделение индигокармина совершается главным образом теми частями мочевых канальцев, которые составляют поверхностный слой железы; напротив, внутренние части железы в большинстве остаются неокрашенными. Что касается способа выделения индигокармина, то он совершенно отличен от того, что мы видели в терминальных мешочках, а именно, синие веретенообразные кристаллы индигокармина накопляются под клетками мочевых канальцев и образуют здесь более или менее толстый слой в зависимости от количества впрыснутого вещества и от времени, прошедшего от начала впрыскивания. Но кристаллы лежат всегда под клетками, я никогда не видел их в просвете клеток. Плазма свежих клеток кажется слегка зеленоватой, но у фиксированных клеток на срезах она всегда бесцветна. Однако в тех клетках, которые прилежат к просвету железы, можно видеть — у некоторых начиная уже с ядра, у других несколько выше — ряды синих нитей, которые объединяются плотно в узлы и образуют по направлению к поверхности клеток густой синий слой. Этот синий слой, который коренится в самих клетках, и внутренние границы которого в виде тончайших нитей достигают ядра и даже основания клетки, является индигокармином, находящимся в состоянии выделения. Когда эти палочки, которые состоят, вероятно, из ряда тончайших зернышек, попадают в просвет железы, они являются источником находящихся здесь кристаллов. Ядра клеток всегда остаются неокрашенными.

После того как этими двумя красками были установлены части антеннальной железы, которые выделяют соответствующие краски, я ввел смесь из равных частей аммиачного кармина и индигокармина. Хотя оба вещества были хорошо смешаны и несколько раз вместе прокипячены, в теле произошла дифференцировка: в красный цвет окрасились терминальные

мешочки и в синий мочевые канальцы железы. Окраска соответствующей части была совершенно такая же, как и при отдельном введении окрасок.

Этот опыт с кармином и индигокармином показал нам, что предположения Вейсмана * и Гроббена ** были совершенно правильными, когда они сравнивали в функциональном отношении терминальные мешочки антеннальных и раковинных желез с мальпигиевыми капсулами. Мочевые канальцы *Astacus* и позвоночных соответствуют друг другу также в отношении индигокармина.[74]

Когда я это установил, я поставил опыт с введением веществ, рекомендованных П. Эрлихом (P. Ehrlich),*** — ализаринблау и индофенолвейс. Только первая краска дала мне при этом определенный результат, а именно окрасились терминальный мешочек в синий цвет и мочевой каналец в коричневый, т. е. краска, выделенная мочевым канальцем, имеет такой же цвет, какой она имеет в сухом состоянии или в только что приготовленном растворе. Но не следует думать, что она выделяется в том виде, в каком была введена в тело; напротив, после впрыскивания краска принимает синий цвет, но при выделении через мочевые канальцы снова становится коричневой. Затем, в течение нескольких дней я вводил в тело *Astacus* маленькими порциями слабый раствор хлорного железа. Когда позднее я вскрывал животное и обрабатывал антеннальные железы подкисленным раствором желтой кровяной соли, терминальные мешочки железы и поверхностная часть мочевых канальцев окрашивались в интенсивный синий цвет,[75] т. е. синюю окраску можно было видеть в тех частях, которые

---

* Weismann. Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora haylina. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV, S. 394.

** C. Grobben. Die Antennendrüse der Crustaceen. Arbeit aus dem zoologischen Institute und der zoologischen Station in Triest. Bd. III S. 12.

*** P. Ehrlich. Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus S. 21, Berlin 1885.

выделяют кармин и индигокармин. Но при этом я должен заметить, что воздействие подкисленного раствора желтой кровяной соли убивает клетки и краска, растворенная в клетках, окрашивает ядро.

Наконец, я впрыснул концентрированный раствор настоя лакмуса, причем оказалось, что терминальный мешочек окрашивается в красный цвет, и небольшое прибавление щелочи превращает эту окраску в синюю. Окрашиваются такие же или по крайней мере совершенно сходные пузырьки, какие окрашиваются также аммиачным кармином.

Красная окраска после введения синей лакмусовой настойки показывает, что реакция в клетках терминальных пузырьков была кислой; этот факт неопровержимо доказывается посинением при прибавлении щелочи.

Мочевые канальцы не воспринимают лакмуса. Окраска терминального мешочка *Astacus* происходит довольно слабо, и никоим образом нельзя сравнить ее с темнокрасной окраской у *Palaemon*, полученной теми же реактивами. О выделении индигокармина и железа мочевыми канальцами следует еще заметить, что это выделение происходит (особенно) в той части канальцев, которая прилегает непосредственно к терминальному мешочку и которую следует различать как зеленую полосу, или мешок Васильева,* и как светлозеленый участок Гроббена.

Следующий участок, который назван Васильевым прозрачной белой петлей, а Гроббеном — широким бледным отделом, не принимает почти никакого участия в этом выделении. Отсюда было бы возможно заключить, что в антеннальной железе следует различать три физиологически различных отдела: 1) терминальный мешочек с кислой реакцией, 2) начальную часть мочевого канальца, где выделяется индигокармин и где, как мы позже покажем, господствует щелочная реакция и 3) белую петлю, которая долго остается индиф-

* Васильев. О почках речного рака. Варшава, 1879.

ферентной к упомянутым веществам; при больших количествах и при постоянном введении краски также и в этом отделе откладывается небольшое количество индигокармина.

Palaemon

Антеннальная железа Palaemon (встречающихся около Одессы) состоит из частей, которые у Гроббена точно описаны на стр. 7, только с тем мною найденным отличием, что петли мочевых канальцев тянутся значительно дальше назад и, проходя под яичником, доходят даже до сердца.

С *Palaemon* я проделал тот же опыт, который я выше описал для *Astacus*, и результаты во всех подробностях те же, только с тем отличием, что реакции у *Palaemon* протекают быстрее и яснее. Так, при впрыскивании синей настойки лакмуса терминальный мешочек становится темнокрасным, чего не наблюдается у *Astacus*, где он становится слегка бледно-желтовато-красным; кроме того, окрашивающиеся тельца совершенно различны. У *Astacus* это были маленькие круглые зернышки, которые довольно равномерно распределены в клеточной плазме; здесь — это большие, светлые, гиалиноподобные угловатые пластиночки, которые по две или по три лежат в клетке и от лакмуса становятся темнокрасными: аммиачный кармин тоже окрашивает эти пластиночки в красный цвет. У Гроббена на рис. 8 клетки терминального пузырька *Palaemon* не совсем верно представлены. Я нашел ядра относительно меньшей величины и в плазме окрашивающиеся пластиночки.

Здесь также можно по способу выделения различить три отдела: терминальный мешочек с кислыми свойствами клеток, затем отдел, который соответствует зеленому отделу мочевых канальцев *Astacus* и который выделяет индигокармин и, наконец, третий отдел, который не выделяет ни кармина, ни индигокармина. Что касается расположения этих отделов, то мы видим, что у *Palaemon* терминальный мешочек отделен от клубка мочевых канальцев стеблем и индигокармин выделяется

извитой частью мочевых канальцев, которые лежат на противоположной стороне клубка. Я обычно находил индигокармин в четырех или пяти внешних извилинах; напротив, извилины, смежные с терминальным мешочком, бывают свободны от индигокармина, совершенно так же как у *Astacus*.

При впрыскивании лакмуса мне бросились в глаза у *Palaemon* две красные полосы на каждой жабре. Когда я более подробно исследовал эти полосы, оказалось, что собственно на каждой стороне тела имеется восемь таких парных полос, которые находятся на пяти парных жабрах и на придатках ногочелюсти. Если исследовать более подробно эти полосы, то они оказываются плотными клеточными тяжами, которые лежат на обеих сторонах стержня, именно на таких канальцах, через которые протекает кровь из жаберных нитей к сердцу. Состоят эти клеточные тяжи из тесно прилежащих друг к другу клеток, в которых находят такие же пластиночки, которые мы уже выше видели в терминальном мешочке. Эти пластиночки имеют сильно выраженную кислую реакцию и становятся темнокрасными от лакмуса. Кармин окрашивает их далеко не так красиво, как лакмус. Если приготовить срезы из этих частей жабр и держать последние над парами аммиака, то эти тельца становятся темносиними.[76]

Впрыскивание смеси из индигокармина и кармина в тело встречающегося здесь в Одессе маленького *Pagurus* позволило констатировать, что у *Pagurus* мочевые канальцы антеннальных желез построены совершенно отлично от других декапод. Именно, они тянутся вдоль кишечного канала от основания второй антенны до конечного отдела кишки в брюшке и состоят из соломенно-желтых клеток, которые энергично выделяют индигокармин. Терминальных пузырьков я не смог найти; впрочем, эти наблюдения над *Pagurus* только начаты. В жабрах у *Pagurus* находят такие же тяжи с кислыми клетками, какие встречаются у *Palaemon*, только реакция кажется менее яркой и пластиночки в клетках — меньшего размера.

Mysis

Уже несколько лет тому назад мой друг Мечников поставил опыты с кормлением *Mysis* кармином и при этом увидел восемь красных трубочек на основании грудных ножек, не исследуя их дальше. Я повторил эти опыты, но поставил их не на *Mysis*, а на очень близко стоящем к нему и у нас очень обычном *Parapodopsis cornutum*; у него также я нашел зернышки (в клетках), которые лежат в основном членике ножки. Через эту трубочку должна пройти кровь, которая оттекает от ножки к сердцу и здесь очищается от части элементов, как это происходит и у *Palaemon*. Стенки этой трубочки состоят из ряда очень плоских клеток с ядрами средней величины, а вокруг последних в протоплазме лежат круглые зернышки, которые энергично поглощают красную окраску.

Впрыскивание лакмуса в тело *Mysis* я не смог провести из-за незначительной величины животного. При кормлении лакмусом содержимое печени и особенно средняя часть печеночных трубок окрашивается довольно отчетливо в красный цвет; но железы, которые окрашивались кармином, не становились красными. Животные не выносят долгого пребывания в лакмусе.

Терминальный мешочек антеннальной железы этого животного не окрашивается ни кармином, ни лакмусом — остается совершенно неокрашенным. Я ставил также другие опыты с кормлением *Parapodopsis*; особенно хорошо удались опыты с кормлением ализаринблау, причем очень быстро окрашивались мочевые канальцы антеннальной железы в коричневый цвет. Коричневая краска собирается в форме коричневых зернышек на внутренней стенке мочевых канальцев.

При кормлении индигокармином окрашиваются в синий цвет те же части мочевых канальцев, которые от ализаринблау становятся коричневыми. Окрашивание мочевых канальцев в коричневый цвет от ализаринблау и в синий от индигокармина показывает, что здесь мочевые канальцы обнаруживают

то же отношение к краскам, какое мы видели у речного рака. То обстоятельство, что терминальный мешочек не окрашивается здесь кармином в красный цвет, мне кажется, зависит от того, что у *Parapodopsis* он очень мало развит и что его роль принимают железы ножек. Здесь мы наблюдаем явление, к которому мы еще вернемся у насекомых: роль терминальных мешочков играют клетки полости тела, рядом с которыми или между которыми проходит кровь, протекающая от тела к сердцу.

N e b a l i a

В 1886 г. я поставил также несколько опытов с кормлением *Nebalia* и кормил их ализаринблау и кармином. При кормлении ализаринблау я заметил, что в передних антеннах на основании обонятельных нитей, т. е. в ганглиозных клетках, принадлежащих этим последним, некоторые тельца принимают темносинюю окраску и дальше, на основании восьми торакальных ножек, группы клеток окрашиваются в коричневатый цвет. Эти группы клеток образуют железы, которые соответствуют железам ножек *Parapodopsis*, *Mysis* и *Palaemon* и лежат в том месте, через которое протекает кровь от торакальных ножек, или жабр, к сердцу. При кормлении кармином я видел интенсивную окраску зернышек в обонятельных ганглиях.

Во время моего пребывания в Триесте проф. Клаус (Claus) также поставил опыты с кормлением *Nebalia*, причем он кормил их индигокармином, лакмусом и кармином. При кормлении индигокармином железы ножек окрашивались в синий цвет; от лакмуса и кармина зернышки в обонятельных ганглиях, терминальные мешочки антеннальных желез и раковинных желез окрашиваются в темнокрасный цвет.

Если мы сопоставим эти результаты, то оказывается, что у *Nebalia* железы в ножках реагируют совершенно по-иному, чем соответствующие им железы мизид. У первых при кормлении ализарином железы окрашиваются в коричневый цвет,

при кормлении индигокармином — в синий; они, таким образом, обнаруживают реакцию, или функцию, которая свойственна мочевым канальцам. У мизид и у большинства других декапод эта функция выполняется большей частью терминальным мешочком; другими словами, у *Nebalia* реакция жабер, т. е. желез торакальных ножек, щелочная, у всех других — кислая.

Squilla mantis

Во время моего пребывания в Триесте в течение сентября месяца прошлого года я имел возможность исследовать также экскреторные органы *Squilla mantis*. Я вводил им аммиачный кармин, индигокармин, их смесь и раствор лакмуса. При этом тотчас же обнаружились органы, о существовании которых не было известно: во-первых, это была раковинная железа,* которая выделялась красной окраской своего терминального мешочка;[77] во-вторых, в жаберных ножках и на всех кровеносных путях от жабр к сердцу оказались особые клетки, которые окрашиваются в красный цвет и, таким образом, обнаруживают ту же реакцию, что и соответствующие клетки *Palaemon* и *Mysis*.

Кислореагирующие клетки появляются вначале в виде разбросанных отдельных клеток уже в жаберных нитях, в стержнях, на которых сидят жаберные нити и образуют связанные тяжи, составляющие на основании жаберных ножек более компактные железы. Такие клетки можно найти на всем венозном пути от жаберных ножек до перикардия; в более старых работах можно найти указание на эти самые образования, которые, например, описаны и изображены Мильн-Эдвардсом,** как стенки Canaux branchio-cardiaques.

---

* Раковинная железа очень развита у *Squilla*. До сих пор ее наблюдал проф. Клаус только у личинок мизид.

** Milne-Edwards. Histoire Naturelle des Crustacées. Atlas planch. 9, Fig. 2, *a*, et Fig. 3, *dd*.

Если ввести один индигокармин или в смеси с аммиачным кармином, то наступают явления, которые у других ракообразных не обнаруживаются. Он выделяется не мочевыми канальцами раковинных желез, но печеночными трубками и особенно задними, которые лежат в тельсоне. Таким образом индигокармин попадает в кишечный канал, содержимое которого он также окрашивает в темносиний цвет. Выделение индигокармина печеночными трубками указывает на их щелочную реакцию. И, действительно, синяя настойка лакмуса также выделяется печеночными трубочками, причем последняя сохраняет свою синюю окраску в их просвете. Печеночные трубочки, таким образом, выявляют здесь к процессам экскреции такое же отношение, как мальпигиевы сосуды у насекомых, которые тоже выделяют индигокармин и, как мы позже увидим, имеют щелочную реакцию.[78]

Phyllopoda

И. Мечников кормил различных *Phyllopoda*, именно дафний, *Branchipus* и *Estheria*, кармином и нашел, что у всех этих ракообразных терминальные мешочки раковинных желез и маленький остаток антеннальных желез окрашиваются кармином. Я повторил эти опыты и, подтвердив сделанные наблюдения, пополнил их: я кормил всех этих ракообразных лакмусом и получал красную окраску терминального мешочка. Окраски мочевых канальцев я не смог добиться кормлением, но мне удалось относительно большим *Branchipus* вспрыснуть раствор индигокармина. Большинство животных при этом погибает, однако у тех, которые переносят эту операцию, мочевые канальцы получают прекрасную окраску. Таким образом, показано для *Phyllopoda*, что терминальный мешочек и мочевые канальцы их раковинных желез функционируют подобно антеннальной железе.

При кормлении дафний лакмусом обнаруживается удивительное отношение их обонятельного ганглия к лакмусу.

Очень быстро после прибавления лакмуса к воде, в которой живут дафнии, в клетках обонятельного ганглия окрашиваются большие области, или пузырьки, вначале в синий цвет, позднее появляются, наряду с синими, более маленькие красные пузырьки; следовательно, ганглиозные клетки имеют кислую и щелочную часть. Здесь следует упомянуть, что я уже у *Nebalia* наблюдал подобные образования, только сильно кислые, т. е. окрашивающиеся кармином в красный и ализаринблау в темносиний цвет. У *Nebalia* все пузырьки были кислыми, здесь же, у дафний, мы находим лежащие рядом кислые и щелочные элементы.[79]

Насекомые

В 1886 г. я опубликовал в «Biologisches Centralblatt» (Bd.VI, S. 75) некоторые свои наблюдения о роли перикардиальных клеток и гирляндообразных клеточных тяжей у мусцид. Тогда мною было показано, что перикардиальные клетки, как и гирляндообразные клеточные тяжи, состоят из клеток, которые имеют своей задачей очищать кровь и экстрагировать из последней примешанные к ней чуждые или даже вредные вещества, накоплять их в своей протоплазме, resp. поглощать, и в этом состоянии изолировать их до некоторой степени из обращения в организме. Так как перикардиальные клетки и клетки гирляндообразных клеточных тяжей не имеют выводного протока, то накопленные ими вещества должны оставаться в них до смерти, т. е. до распада этих клеток. Это было показано для клеток гирляндообразных тяжей и задних больших перикардиальных клеток, которые при метаморфозе поедаются фагоцитами.

Эти исследования о роли перикардиальных желез были мною распространены еще в 1886 г. на других насекомых, и я получил при этом подобные же результаты; особенно подробно были исследованы в этом направлении личинки различных видов *Culex*, различные личинки *Chironomus*, личинки *Corethra* и *Ephemera*.

У личинок *Chironomus* и *Culex* красная окраска перикардиальных клеток появляется быстрее всего, если прибавить к воде, в которой находятся эти личинки, тонко растертый порошок кармина; перикардиальные клетки через два или три дня окрашиваются очень интенсивно и красиво, причем оказалось, что последние у *Chironomus* состоят из групп маленьких клеток, а у личинок *Culex* имеются в каждом абдоминальном сегменте вокруг сердца. Четыре пары больших клеток лежат там почти таким же образом, как 13 пар больших перикардиальных клеток у личинок мух, с тем лишь отличием, что эти клетки встречаются по четыре в каждом сегменте.

Эти клетки окрашиваются очень красиво также метиленблау и особенно везувином.

У *Corethra* мне не удавалось окрасить эти клетки долго, до тех пор пока я не прибавил в сосуд, где жили личинки *Corethra*, дафний. Кишечник дафний всегда наполнен отбросами карминового порошка или везувина, или метиленблау, и с дафниями краска попадает также в кишечный канал *Corethra*, откуда она проходит в кровь и накопляется перикардиальными клетками. При этом также окрашиваются различные зернышки в протоплазме кишечных, мышечных, трахеальных и гиподермальных клеток. Кровяные тельца всех этих личинок насекомых также содержат жироподобные зернышки, которые окрашены в интенсивный синий или желтый цвет; особенно хорошо наблюдать окрашенные зернышки в протоплазме мышц. Мышечная ткань оставалась совершенно белой, только в протоплазме этих клеток находились окрашенные зернышки. Накопление красок в перикардиальных клетках личинок *Corethra*, особенно везувина и метиленблау, идет так сильно, что клетки становятся почти совсем черными, и тогда я наблюдал, что некоторые из них отпадали; я этот процесс подробнее не исследовал, но во всяком случае я наблюдал, что, когда эти клетки очень интенсивно окрашиваются и, таким образом, не могут больше функционировать, они становятся угловатыми, получают неправильные края и, наконец, исчезают. Личинки, которые

так сильно накормлены, продолжают жить без перикардиальных клеток, но как долго, я не могу определенно сказать.

При метаморфозе *Chironomus* и *Culex* я видел совершенно определенно эти окрашенные клетки переходящими также в имаго, как мною уже указано для *Musca*.

У личинок эфемерид мне также удалась эта окраска и особенно быстро и хорошо с везувином. Но у эфемерид мы имеем не отдельные перикардиальные клетки, а уже значительно развитые железы, имеющие форму треугольника, одной стороной которого они примыкают к сердцу. Эти железы состоят из маленьких клеток.

Дальше я распространил эти опыты с кормлением на различных гусениц бабочек, причем листья, которыми кормились *Bombyx mori* и *Hyponomeuta malinellus*, я посыпал кармином и метиленблау или везувином или окрашивал растворенными красками. Но эти опыты не были достаточно удачными. Собственно метиленблау проникла больше, чем другие краски, но при этом окрасились различные зернистости в кишечном канале, в мышцах и слюнных железах, также окрасились некоторые желточные элементы развивающихся яиц и различные пузырьки в образующихся клетках спермы; перикардиальные клетки не окрасились.

Так как отныне я начал оперировать со сравнительно большими насекомыми, а опыты с кормлением не дали желанной окраски, я пришел к мысли ввести краску прямо в тело и впрыснул при помощи правацевского шприца в ногу личинки кармин и другие вещества. Впрыскивание аммиачного кармина тотчас же дало желаемый результат выразительнейшим образом.

Так называемые крыловидные мышцы, которые у гусениц идут от сердечной трубки направо и налево, покрыты, как известно, клетками, которые особенно сильно воспринимают аммиачный кармин и поэтому очень интенсивно окрашиваются; эти клетки лежат между различными мышечными пучками и образуют истинную сеть, которую кровь при своем входе

в сердце должна пройти. Но при этом она освобождается от чужеродных тел, и последние откладываются в перикардиальных клетках. У гусениц бабочек перикардиальные клетки встречаются не только в области сердца, но их тяжи продолжаются по сторонам и образуют между жировым телом полную сеть из зернистых клеток. Сеть состоит из больших и мелких тяжей и петель. Самые большие тяжи и петли расположены по бокам тела, особенно в области стигм и больших боковых трахейных стволов, которые часто совершенно оплетены ими.

Эти клетки нередко перемежаются с клетками жировой ткани, но отличаются от последних различными признаками, особенно, правда, своим содержанием кармина. Эти клетки, которые я хотел бы назвать перикардиальными клетками, или перикардиальной тканью, не следует смешивать с описанными Френцелем (Frenzel) перитрахеальными клетками мучного червя, которые образуют совершенно особую и очень распространенную ткань.

Очень сходную систему клеточных тяжей я наблюдал у гусениц *Sphinx ligustri*, *Saturnia pini*, *Hyponomeuta malinellus* и у некоторых других.

Особенно хорошо выражена ткань у личинки *Athalia spinorum*, которая объедает листья кустов барбариса. Здесь от сердца идет изящная сеть клеток, которая образует целый самостоятельный слой, лежащий между двумя пластинками жирового тела. У личинок *Athalia* жировое тело состоит именно из двух пластинок, из которых одна окружает кишечный канал, другая прилегает к стенке тела. Между этими двумя пластинками лежит равномерная сеть из петлистой ткани, тяжи которой состоят из перикардиальных клеток. При введении кармина только эта клеточная сеть интенсивно окрашивается, напротив, жир и другие ткани сохраняют свою естественную окраску.

В дальнейшем в этом направлении исследовались некоторые другие насекомые, именно различные виды прямокрылых *Forficula*, *Blatta*, *Periplaneta*, *Acridium*, *Gryllotalpa* и личинки

Anisoplia и *Oryctes*, у всех эта ткань оказалась присутствующей и показала то же отношение к аммиачному кармину.[80]

Вторым реактивом для этой ткани я взял соли железа; обычно я употреблял хлорное железо ($FeCl_3$). Однопроцентный раствор этой соли вводился мною в тело большинства вышеупомянутых насекомых, и через час или несколько часов насекомые усыплялись хлороформом или эфиром, вскрывались живыми и внутренности обливались слабым раствором желтой кровяной соли с прибавлением соляной кислоты. Все тяжи и сети перикардиальной ткани окрашиваются сразу в синий цвет и именно те клетки, которые кармином окрашиваются в красный цвет. Это показало мне, что эти клетки абсорбируют железо таким же образом, как это происходит и с кармином. Правда, соль железа воспринималась также многими другими тканями; мышцы при этом нередко окрашивались в синий цвет, отчасти также слюнные железы, или сериктории, гусениц.

В последнее время я получил для ткани еще третий, очень важный реактив, отношение которого к перикардиальным клеткам личинки *Anisoplia* было открыто моим другом И. Мечниковым. Занимаясь своими исследованиями над внутриклеточным пищеварением, он ввел в личинку *Anisoplia* эмульсию синего лакмуса и на следующий день заметил, что сердце окружено двумя красными тяжами. При более подробном исследовании обнаружилось, что красная краска зависит от окраски перикардиальных клеток. И. Мечников сообщил мне свои наблюдения и разрешил мне их разработать дальше. Я сделал опыты с кормлением и впрыскиванием лакмуса, и при этом оказалось, что у личинки *Musca* клетки, которые при кормлении кармином окрашиваются в красный цвет, теперь, при кормлении лакмусом, также принимают красную окраску. Также окрашиваются у мусцид большие клетки на задней части сердца, тяжи на его средней части и все клетки гирляндообразных тяжей. При действии слабого раствора аммиака или его паров клетки становятся синими; этим было недвусмысленно показано, что в клетках — кислая реакция. При

впрыскивании синего раствора лакмуса в тело личинок мусцид все эти клетки окрашиваются в темнокрасный цвет.

Опыты с лакмусом были поставлены почти на всех насекомых, о которых я выше говорил, и дали повсюду тот же самый результат; были исследованы главным образом *Blatta* и *Periplaneta*, личинки *Musca*, эфемерид, *Aeschna*, *Tenebrio molitor* и *Oryctes*; у всех оказалось тоже самое. Таким образом, мы можем утверждать, что перикардиальные клетки имеют кислую реакцию.

Опыты со скармливанием лакмуса дали некоторые небезынтересные результаты, касающиеся реакции кишечного канала *Muscidae*, *Blattidae* и *Tenebrionidae*. Появилась возможность более точно разграничить отделы кишечного канала в отношении щелочной или кислой реакции. Хотя уже после исследований Плато (Plateau) известно, что в кишечнике насекомых имеются кислая и щелочная реакции, границы их не были более точно определены. В опытах с кормлением лакмусом это очень легко осуществить. Так, оказалось, что у личинки *Musca* при кормлении лакмусом сосательный желудок, пищевод, преджелудок с его слепыми отростками всегда остаются синими, т. е. имеют щелочную реакцию; средняя кишка в своей верхней части также остается синей, но в нижней половине имеет отдел, который становится интенсивно красным, т. е. имеет сильно кислую реакцию. Задняя кишка всегда остается синей, т. е. имеет щелочную реакцию.

У имаго мухи остаются те же отношения, но здесь можно заметить поразительное явление в ректальных карманах. Обычно содержимое ректальных карманов синее, т. е. щелочное; но если оставить карманы несколько подольше на предметном стеклышке, то вокруг ректальных сосочков появляется красная кайма: последняя становится все шире и шире, и, наконец, все содержимое кармана становится красным. Но так как мухи, которые накормлены раствором лакмуса, выделяют синие капли кала, то кислое выделение ректальных сосочков бывает заметно только тогда, когда выход содержимого ректальных карманов несколько замедляется.

У личинок *Tenebrio molitor* содержимое передней кишки также остается синим, но в части средней кишки оно становится красным, т. е. кислым.[81]

После того как я исследовал отношение перикардиальных клеток к кармину, я решил повторить опыт Шиндлера,* касающийся выделения индигосернокислого натрия, т. е. индигокармина, для чего воспользовался способом, как его указывает Шиндлер, только с тем отличием, что я исследовал мальпигиевы сосуды свежими. При этом оказалось, в соответствии с Шиндлером, что индигосернокислый натрий жадно абсорбируется мальпигиевыми сосудами и накопляется в последних в форме маленьких игольчатых кристаллов и что эти кристаллы постепенно переходят в заднюю кишку; но, в противоположность Шиндлеру, я не наблюдал при этом окрашивания ядер. Если исследовать мальпигиевы сосуды, наполненные синей краской в свежем состоянии, или тотчас же бросить в крепкий спирт или в предложенный Френцелем раствор сублимат-спирта, то ядра всегда остаются неокрашенными. На срезах, сделанных из сохраненных таким образом сосудов, ядра всегда остаются неокрашенными. Отсюда следует, что ядра при выделении индигосернокислого натрия не окрашиваются, т. е. в выделении не участвуют. Правда, когда ткани подопытного животного отмирают или когда мальпигиевы сосуды сохраняются в слабом спирту, краска снова растворяется и окрашивает тогда ядра, как это обычно случается с мертвой тканью, где ядра окрашиваются сильнее. Указание Гейденгайна ** об окраске ядер почек собаки и кролика также следует приписать ошибке хранения, так как вообще живые ядра в самых редких случаях воспринимают краску.

Каким образом краска попадает в просвет мальпигиевых сосудов, мне не совсем ясно, и только у *Acridium migratorium*

* E. Schindler. Beitrage zur Kenntnis der Malpigi'schen Gefässe der Insekten. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1878, S. 587.

** Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, S. 35 u. fg., Taf. II, Fig. 26, 27 u. 28.

мне кажется довольно ясным, что прохождение или выделение совершается в тончайших периферических частях клеток. В момент выделения клетки *Acrididae* кажутся как бы окруженными синей каймой, и так как кайма соседних клеток граничит друг с другом, то возникает правильная синяя сеть, ячейки которой наполнены неокрашенными клеточными телами. Нечто подобное я наблюдал у личинок *Tenebrio molitor*, хотя и не так ясно.

Все исследованные мною насекомые проявляли такое же отношение к индигосернокислому натрию и карминовокислому аммонию; первый поглощается или выделяется мальпигиевыми сосудами, последний — перикардиальными клетками, или перикардиальной тканью. Здесь также возник вопрос, что случится, если инъицировать обе краски вместе.

Я сделал смесь, которая состояла из равных частей 1% раствора индигосернокислого натрия и карминовокислого аммония, размешивал и кипятил эту смесь несколько раз и затем вводил ее в тело большинства вышеупомянутых насекомых. Я наблюдал то, что и следовало ожидать. Синяя краска поглотилась мальпигиевыми сосудами, кармин — перикардиальными клетками. Никогда кармин не поглощался мальпигиевыми сосудами и индигосернокислый натрий — перикардиальными клетками.

Содержимое мальпигиевых сосудов исследовалось мною на щелочность, и оказалось, что оно всегда имеет щелочную реакцию; при этом, кроме лакмуса, применялся предложенный проф. Эрлихом очень чувствительный сернокислый алинацин.

Если мы сравним эти явления, присущие насекомым, с тем, что мы видели у ракообразных, оказывается, что у насекомых мы встречаем отношения, особенно напоминающие то, что мы наблюдали частью у *Mysis (Parapodopsis)*, частью у *Squilla mantis*. Сходство с *Mysis* устанавливается в отношении кармина: кармин окрашивает у *Mysis*, как и у насекомых, только клетки, которые лежат на венозном пути к сердцу, т. е. перикардиальные клетки. Сходство с *Squilla* заключается

в том, что индигокармин у тех и других воспринимается придатками кишечного канала, кармин же — клетками, которые лежат на венозном пути крови. Таким образом, мы у *Squilla* находим те же явления, что у каждого насекомого, с тем, однако, усложнением, что у *Squilla* имеются раковинные железы, реагирующие на кармин; впрочем и у насекомых, например у мусцид, также находят гирляндообразные клеточные тяжи.

Если мы рассмотрим эти процессы в сравнении с ракообразными, то должны будем сказать, что у насекомых функция антеннальных или раковинных желез разделена таким образом, что функцию мочевых канальцев взяли на себя мальпигиевы сосуды; терминальный пузырек не имеет соответствующего органа, и его роль играют перикардиальные клетки.[82]

Моллюски

При исследовании моллюсков я применил большую часть выше упомянутых веществ, но ограничился главным образом впрыскиванием краски. Опыты с кормлением были также поставлены, особенно на *Cyclas*, *Tellina* и некоторых других, но не дали никакого определенного результата.

Если впрыснуть *Pecten* смесь 1% раствора карминовокислого аммония и индигокармина в равных частях, то приблизительно через час можно заметить, что боянусовы органы, которые лежат по бокам ноги *Pecten*, стали совершенно синими, а придатки предсердия, которые недавно так удачно описал Гроббен * под названием перикардиальных желез, стали совершенно красными. Темнофиолетовая краска, какой является 1% смесь аммиачного кармина и индигокармина, в теле *Pecten* разлагается на обе ее составные части, причем боянусов орган поглощает индигокармин, клетки же перикардиальных желез — карминовокислый аммоний.[83]

---

* C. Grobben. Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus dem zoologischen Institute zu Wien, Bd. VII, 1888.

Когда мы более подробно исследовали, в какой форме накопляются эти краски в соответствующем органе, мы нашли, что в обоих случаях выделение происходит различным способом.

Выделительные клетки боянусова органа содержат, как известно, бóльшие или меньшие вакуоли, в которых собственно лежит выделенный конкремент мочи. Эти клетки очень удачно изображены уже Лейдигом,* только сейчас можно видеть, что в вакуоле, вокруг уже выделенного конкремента, лежат веретенообразные темносиние кристаллы индигосернокислого натрия. Выделение солей происходит совершенно на том же месте и в той же вакуоле, где у *Pecten* выделяются мочевые соли. Вокруг конкремента лежат по одному или нескольку синих кристаллов, и число последних растет соответственно количеству впрыснутой краски и времени от начала опыта. Если исследовать животное через час и 10 часов после впрыскивания одинакового количества краски, то в первом случае в вакуоле будет найдено мало, а во втором много кристаллов; одновременно с выделением синей краски из боянусового органа тело принимает нормальную окраску. Те же кристаллы, которые находят в вакуоле, встречают также в полости, или в выводных путях органа. Другими словами, индигокармин выделяется таким же способом, как другие мочевые выделения железы.

Если обратиться теперь к перикардиальным железам, то мы видим темнокарминово-красные клетки. При более подробном исследовании этих клеток оказывается, что последние содержат большое число маленьких зернышек, которые окрашиваются в более или менее темнокрасный цвет в зависимости от времени исследования и массы впрыснутой краски.

Если ввести концентрированный раствор синей лакмусовой настойки другому *Pecten*,** то у последнего можно заметить,

* Fr. Leydig. Vergleichende Histologie. 1857.

** Опыты с *Pecten* проводились в Севастополе зимой 1888/89 г., до появления работы д-ра Гроббена.

что перикардиальные клетки окрашиваются в красный цвет и что эта окраска зависит от тех же зернышек, которые воспринимают карминовокрасную окраску. Чтобы убедиться, что эта красная окраска зависит от лакмуса, прибавляют только каплю аммиака или калиевую или натриевую щелочь, и клетки становятся темносиними. Этим доказывается, что отложения в перикардиальной железе имеют кислую реакцию.

У *Pecten* реакция проходит лучше и быстрее всего, поэтому я привожу его в первую очередь; но кроме *Pecten* исследовались другие пластинчатожаберные, которые дали такой же результат. Так, исследовались *Cardium*, *Venus*, *Tellina* в окрестностях Одессы и Севастополя и наблюдались те же явления, причем я нашел у *Venus* еще особенный языкообразный орган на кишечнике под сердцем, который окрашивается так же, как перикардиальные железы.

Наши туземные *Unio* и *Anodonta* также исследовались в этом отношении, и у них были обнаружены такие же процессы, только много медленнее протекающие. Если ввести в тело *Anodonta* или *Unio* лакмус, то нужно ожидать от 3 до 4 дней, пока их большие перикардиальные железы станут вначале желтоватыми, а позднее красноватыми. Опыты со щелочами показывают, что эта окраска зависит от красного кислого лакмуса.

Кроме пластинчатожаберных, испытывались брюхоногие *Helix* и *Paludina vivipara.* При этом обнаружилось, что в результате впрыскивания выше приведенной смеси, животные вначале становятся совершенно фиолетовыми, но затем, по истечении одного или двух дней, синяя краска воспринимается боянусовым органом, и животные становятся красными; со временем исчезает также и красная окраска. Что касается отложения индигокармина, то он откладывается, как у *Pecten*, только много яснее и отчетливее, в вакуоле почечных клеток в форме синих веретенообразных кристаллов. Часто встречаются отдельные конкременты, почти совершенно окруженные кристаллами индигокармина.

В Триесте мною были исследованы некоторые брюхоногие, именно *Doriopsis*, *Fissurella* и *Haliotis*, у которых выделение индигокармина клетками боянусова органа наблюдалось отчетливо; напротив, выделение кармина я не мог установить. У *Haliotis* окрашивались придатки предсердия, которые были описаны Вегманом (H. Wegmann), в слабый красный цвет, но окраска была не особенно четка.

Недавно появилась монография об *Haliotis*, в которой Вегман * описал особую железу, которая лежит на выводном пути боянусова органа как левый боянусов орган. Собственно боянусов орган *Haliotis* то, что Вегман описывает как правый боянусов орган, это желтоватая железа, которая лежит сзади и снизу перикардия; при впрыскивании индигокармина эта железа становится более или менее темнозеленой от прибавления синей краски. Железа, которую Вегман описал как левый орган, принадлежащий к боянусову органу, является совершенно особой железой, внутренняя стенка которой покрыта большим числом полых ворсинок, впячивающихся в железу, как пальцы перчатки. Через их полость протекает кровь, и мне часто удавалось эти ворсинки густо наполнить кармином. Они отчасти напоминают венозные придатки головоногих.

Опыты с головоногими, которые я ставил в Триесте, были предприняты на молодых сепиях, *Eledone* и *Sepiola*. Последним впрыскивались обычным способом уже упомянутая смесь индигокармина и карминовокислого аммония и концентрированный раствор лакмуса в морской воде.

Особенно убедительно удались опыты над *Sepiola* и над сепиями, у которых, как известно, жаберное сердце и его придаток не окрашены. У сепии при впрыскивании смеси, — если животное еще продолжает жить 3—4 часа, — окрашивается в красный цвет жаберное сердце, а венозные придатки,

---

* Henri Wegmann. Contributions à l'Histoire Naturelle des Haliotides. Arch. de Zool. exp., publiées par Lacaze-Duthiers, 2 série, t. II, p. 326.

или почки, выделяют бóльшие или меньшие количества индигокармина. При введении раствора лакмуса жаберное сердце также окрашивается в красный цвет, придаток жаберного сердца остается в обоих случаях неокрашенным. При прибавлении щелочи к окрашенному лакмусом в красный цвет жаберному сердцу последнее окрашивается в темносиний цвет. Я получил только одну вполне бодрую *Sepiola* и впрыснул ей только кармин. Животное жило еще 24 часа, а затем исследовалось. Жаберное сердце было совершенно карминово-красное, придаток жаберного сердца оставался белым. Исследованные срезы показали, что красная окраска происходит от очень больших красных пузырьков (зернышек), которые находятся в большинстве клеток жаберного сердца.

Отложение индигокармина у *Eledone* почечными придатками уже давно наблюдалось Зольгером* (Solger). В жаберном сердце *Eledone*, в нормальном состоянии темнопигментированном, явления окраски были не очень отчетливы, однако я имел несколько случаев, где после введения смеси жаберное сердце становилось совершенно карминово-красным и венозные придатки темносиними.

Опыты с сепиями и *Sepiola* показали, что у них физиологическую роль перикардиальных желез пластинчатожаберных выполняет железистая ткань самого жаберного сердца, но не его придатки.

Dentalium был также введен в круг моих исследований. Мне удалось многим экземплярам инъицировать мою смесь, причем кармин и индигокармин окрашивают различные зернышки в кровяных тельцах и соединительной ткани; только относительно редко обе описанные Лаказ-Дютье боянусовы железы воспринимают индигокармин, выявляясь при этом как синие или зеленые железы. Разрез через них показывает, что индигокармин откладывается в клетках органа в форме

---

* B. Solger. Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden. Zool. Anz., 1881, № 88.

синих зернышек и пузырьков, но не в форме кристаллов, как у других моллюсков, и также не в отдельных вакуолях, которые впрочем совсем не встречаются.

Что индигокармин выделяется теми же элементами, которые выделяют также и мочевые соли, показывают особенно моллюски, так как мы отложение индигокармина видели не только в той же самой почечной клетке, но даже в той же вакуоле клетки — оба продукта выделения, т. е. мочевые конкременты и индигокармин, находятся в одной и той же вакуоле клетки.

Для нас этот результат важен в том отношении, что в наших исследованиях органов, выделяющих индигокармин, мы можем рассматривать их как органы, которые выделяют главным образом ураты и могут быть отнесены к категории истинных мочеотделительных органов; кроме того, эти органы имеют всегда щелочную реакцию.

Таким образом, мы имеем у моллюсков органы, которые выполняют роль мальпигиевых телец и tubuli contorti почек позвоночных.

Vermes

Уже давно благодаря работам Мейера (Meyer) и Эйзига с кормлением червей, именно аннелид, кармином известно, что кармин выделяется их сегментарным органом; правда, эти наблюдения ограничиваются только немногими водными и наземными формами. Я вначале поставил исследования с доступными в Одессе животными *Nereis cultrifera*, *Lumbricus* и некоторыми пиявками; в Триесте были сделаны наблюдения в этом отношении на других аннелидах.

Nereis cultrifera и особенно их маленькие экземпляры являются очень удобным объектом. Если инъицировать аммиачный кармин, то он вскоре накапливается в клубочкообразных комках сегментарного органа, становящихся совершенно красными. Окраска связана с маленькими зернами в клетке, причем ресничатая воронка (Wimpertrichter) всегда остается

неокрашенной. Если ввести синюю лакмусовую настойку, то сегментарные органы становятся довольно интенсивно красными, что указывает на значительное содержание кислоты. Прибавление аммиака тотчас же делает эти органы темносиними, что является окончательным доказательством кислой реакции.

Впрыскивание смеси аммиачного кармина и индигокармина приводит к красной окраске сегментарных органов так же, как это происходит и с чистым кармином; индигокармин воспринимается большей частью кровяными тельцами и частично он окрашивает в каждом сегменте особые органы, лежащие на спинной стороне сегментов и состоящие из железистых клеток кожи, среди которых всегда можно видеть большое накопление кровяных телец. Места, в которых так накопляется индигокармин у *Nereis*, видны также и на нормальных животных; это — места со скоплением коричневых или желтых телец, которые лежат в каждом сегменте и в особенности в задних. В этих местах теперь накопляется также индигокармин. Если убить спиртом таким образом обработанную нереиду и затем растянуть ее или взять только кожу спинной стороны, то можно получить препарат, где эти синие органы метамерно повторяются в каждом сегменте и производят впечатление правильной сегментарной картины. Более детальное описание последней я дам при более подробной публикации.[84]

Что касается *Lumbricus*, то его отношения более сложны, соответственно с более сложным строением его сегментарного органа. Опыты с кормлением, которые я ставил на этом животном, мне не удались, так же как это случилось у Кюкенталя (Kükenthal), который поэтому думал, что сегментарные органы *Lumbricus* не выделяют кармина. Введение кармина в полость тела показало, что у *Lumbricus*, так же как у других аннелид, выделение кармина происходит сегментарными органами; но не весь сегментарный орган выделяет кармин, а относительно меньшая часть его. Именно, когда мы берем рисунок

Гегенбаура,* то кармин выделяется той частью трубки, которую Гегенбаур изображает в третьей петле (*B*) и обозначает буквой *d*, или частью органа, которая лежит между *f* и *l*. Во всех сегментах, и много раз, я ставил этот опыт, и всегда только эта часть сегментарной трубки выделяла кармин. Что касается индигокармина, то я еще не могу подробнее сказать о способе его выделения; в сегментарном органе находят иногда кристаллы этой краски, но они кажутся попавшими из полости тела через реснички ресничатой воронки; я находил кристаллы разбросанными в различных местах и при этом не постоянно и не во всех органах. Напротив, выделение кармина закономерно и точно связано с определенным сегментом.

Хлорагогенные клетки как будто играют роль при выделении индигокармина, по крайней мере сильно впитывают последний и становятся при этом совершенно зелеными; их обычный желтый цвет, смешиваясь с синим цветом индигокармина, дает эту среднюю окраску. Кровеносные сосуды также часто становятся совершенно синими, как будто они инъицированы.

При введении синей настойки лакмуса оказывается, что та же часть сегментарного органа, которая выделяет кармин, становится от лакмуса красной, но, кроме того, в другом отделе и также в широкой внешней петле, которая названа Гегенбауром мышечной трубкой *a′* и *a″*, находят красноватую жидкость, которая под действием щелочи становится синей.[85]

Из других аннелид мною исследованы *Aphrodita* и *Polynoe aculeata*, причем я впрыскивал вышеупомянутые жидкости. Карминовокислый аммоний и лакмус дали красную окраску сегментарных органов; индигокармин последними не воспринимался.

Дальше я исследовал многих из так называемых *Annelida sedentaria*, у которых сегментарные органы состоят из немногих пар и лежат в форме больших петель в передней части

---

* C. G e g e n b a u r. Ueber die sogenannten Respirationsorgane des Regenwurms. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. IV, S. 222, Taf. XII, Fig. 1.

тела. Я еще не пришел ни к каким определенным результатам в отношении этих животных.

Исследовались также некоторые из гефирей, и эта группа мне кажется, дала очень ценный материал для такого рода исследований. Я имел довольно неудобный объект, именно несколько маленьких бонелий и *Phascolosoma* и большое число *Aspidosiphon strombi*. У *Phascolosoma* и *Aspidosiphon* при впрыскивании индигокармина и кармина окрашиваются оба экскреторные сегментарные органы в синий цвет, хотя окраска не особенно интенсивная; красными становились клетки, которые покрывают заднюю кишку со стороны полости тела, т. е. брюшина. Но так как *Aspidosiphon* имеет большую ресничатую воронку, то через последнюю проникают различные клетки, как такие, которые воспринимают индигокармин, так и такие, которые поглощают кармин и делают реакцию несколько нечистой. При введении лакмуса в красный цвет окрашиваются клетки, покрывающие заднюю кишку со стороны полости тела, т. е. те же клетки, которые воспринимают кармин. Бонелии, которых я исследовал, были довольно слабые и жили недолго после впрыскивания, однако я мог с некоторой уверенностью определить кислую реакцию клеток так называемых жаброподобных придатков задней кишки.[86] Ресничатые воронки сами остаются всегда неокрашенными и только ниже лежащие клетки воспринимают кармин и становятся от лакмуса красными, хотя обе эти реакции слабо выражены.

Sipunculus nudus был бы для такого рода исследования наиболее ценным объектом, но я не мог достать ни одного экземпляра.

Пиявки

Из пиявок были исследованы наши туземные *Clepsine*, *Nephelis*, *Hirudo*; у первых двух родов я нашел, что кармин воспринимается и выделяется клетками клубочкообразно переплетенных ходов сегментарных органов. Также в красный

цвет окрашиваются некоторые клетки, разбросанные в теле. Индигокармин часто окрашивает кровеносные сосуды пиявки в синий цвет, как у дождевого червя; кроме того, в синий цвет окрашиваются мышцы и клетки, разбросанные в полости тела. Но большинство из последних воспринимает кармин. У *Clepsine* находят разбросанными в паренхиме большое число светложелтых клеток, которые не воспринимают ни индигокармина, ни кармина.

У пиявок отношения очень сложные, и я еще не могу их более подробно объяснить.[87]

Иглокожие

Из иглокожих были поставлены опыты с морскими звездами, именно *Astropecten aurantiacus* и *A. pentacanthus* и морскими ежами *Echinus microtuberculatus* и *Strongylocentrotus lividus*.

У *Astropecten* я предпринял впрыскивание двояким образом: во-первых, протыкалась амбулакральная ножка и через последнюю жидкость вводилась в водососудистую систему; впрыскивание большей частью удавалось очень легко и *Astropecten* жили после этого очень хорошо; во-вторых, проводились впрыскивания в полость тела.

При впрыскивании кармина вся амбулакральная система становилась красной; по истечении одного или двух дней эта краснота начинала исчезать, причем тидемановские тельца внутренних органов становились более или менее темнокрасными. При исследовании составляющих клеток обнаружилось, что клетки, лежащие внутри железы (ср. при этом: «Beitrage zur Histologie der Echinodermen von O. Hamann. Asteriden», H. 2, 1885, Taf. V, Fig. 47 u. 48), наполнены крупными кусочками кармина и, кроме того, почти все стенки клеток, составляющих эту железу, наполнены кусочками кармина. Индигокармин я не смог в них обнаружить. Реакция с лакмусом была не совсем ясная. Но эти клетки

энергично воспринимают бисмаркбраун, и такие импрегнированные краской клетки я нашел в большом количестве на поверхности тидемановской железы, что позволяет думать, что эти клетки выступили из водососудистой системы в полость тела.

У тех же морских звезд, у которых при впрыскивании в амбулакральные ножки тидемановское тело окрашивается в красный цвет, я исследовал так называемое сердце, или, как его Гаман называет, орган трубкообразного канала («das Organ des schlauchformigen Kanales»). Этот орган и его клетки при этом остаются совершенно неокрашенными, даже при самом сильном переполнении водососудистой системы краской.

Впрыскивание в полость тела не дало никакого определенного результата, однако несколько раз при впрыскивании кармина и лакмуса трубкообразный орган принимал красноватую окраску.

Но тидемановский орган никогда не окрашивается при впрыскивании в полость тела.

У морских ежей я мог впрыснуть окрашенную жидкость только в полость тела, причем у многих животных, которые еще продолжали жить несколько дней, железистый орган, лежащий рядом с каменистым каналом, так называемая железа Келера (Köhler), густо импрегнируется кармином. Тидемановские тела морских ежей при этом не окрашиваются; впрыскивание в водососудистую систему мне не удалось.

Когда мы суммируем эти наблюдения над иглокожими, то нам представляются тидемановские тельца функционирующими как экскреторные органы водососудистой системы, а так называемое сердце, или овоидная железа, — как экскреторный орган полости тела; оба органа, казалось бы, имеют ту же реакцию, присущую сегментарным органам большинства аннелид, т. е. выделяют кармин и имеют слабокислую реакцию.

Онтогенетически эти результаты были бы, собственно говоря, совершенно обоснованы, так как воднососудистая система является очень рано отшнурованной частью полости тела.

У морских ежей я ясно видел сокращение овоидной железы; если и не было закономерной пульсации, то были, однако, повторные сокращения всего органа.

Асцидии

Из асцидий исследовались часто встречающаяся в Севастополе *Ascidia (Phallusia) mentula* и один вид *Molgula*.

Phallusia mentula, которая встречается в Севастополе, в этом отношении имеет удивительное строение: все ее органы лежат в одной строме, состоящей из множества пузырьков, в которых находятся округленные конкременты. Эти пузырьки с конкрементами тянутся по сторонам жаберного мешка, почти до середины последнего, но лежат здесь отдельно, изолированно. Они бывают различной величины, от более молодых, состоящих только из нескольких клеток и имеющих внутри только маленький, наполненный прозрачной жидкостью, просвет, до таких, которые видны невооруженным глазом и содержат большие, коричневые, склеенные, круглые конкременты.

Если впрыснуть *Ascidia mentula* индигокармин, то кристаллы индигокармина откладываются в экскреторных пузырьках вокруг уже имеющихся конкрементов совершенно таким же образом, как последние откладываются у моллюсков вокруг конкрементов боянусова органа.

Роль кармина, впрыснутого вместе с индигокармином, объяснить мне не удалось; многие кровяные тельца и мышцы окрашиваются в довольно интенсивный красный цвет, но я не нашел определенного органа, накапливающего кармин.

У *Molgula* находят, как известно, большой мочевой мешок, который лежит рядом с сердцем; стенки мочевого мешка состоят из маленьких клеток, которые выделяют конкременты

в просвет; эти конкременты лежат в мочевом мешке совершенно свободно, и, когда *Molgula* двигаются туда и сюда, конкременты собираются на соответствующей стороне, как песок в сосуде с водой. Если ввести *Molgula* индигокармин+кармин, то индигокармин воспринимается стенками мочевого мешка и выделяется в тот же просвет, где лежат конкременты. Способ выделения кармина я не мог определить.

Итак, асцидии имеют органы, которые физиологически соответствуют мочевым канальцам позвоночных.

Можно предположить, что гипофиз, так часто встречающийся у асцидий, должен был бы осуществлять выделение кармина, и в этом случае асцидии должны были бы иметь обе составные части почечных органов, т. е. железистую часть с кисло- и щелочнореагирующими клетками, как почти все исследованные животные.

Мне это еще не удалось показать, но во всяком случае наличие столь сильно развитых органов, выделяющих конкременты у *Ascidia (Phallusia) mentula* и *Molgula* и накапливающих индигокармин, т. е. обладающих только клетками со щелочной реакцией, заставляет нас для роли мальпигиевых телец почек позвоночных или конечных мешочков почек ракообразных искать другие органы, и, возможно, гипофиз является второй половиной почечного органа, так как уже давно Жулен (Julin) * вообще считал гипофиз асцидий головной почкой. Но поскольку мы уже имеем истинную почку, т. е. часть почки, выделяющую конкременты мочи, соответствующую боянусову органу моллюсков, то мы можем искать в гипофизе недостающую нам часть, которая соответствует терминальному мешочку ракообразных, перикардиальным железам пластинчатожаберных и мальпигиевым тельцам почек позвоночных.[88]

Эти исследования далеко еще не закончены. В бисмаркбраун я нашел очень важный реактив для терминального

* Ch. Julin. Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. Arch. de Biol., v. II, 1881.

мешочка, но не смог еще испробовать его на всех объектах. Но так как объем работы значительно превышает силы одного человека, то я считаю лучше публиковать даже еще неполные исследования, чтобы, может быть, привлечь внимание исследователей к многообещающей, по моему мнению, методике, особенно если применить последнюю к личинкам и к их метаморфозу.

За то время, пока данная статья печаталась в предыдущих двух номерах этого журнала, были сделаны дальнейшие исследования в этом направлении, о которых я здесь коротко сообщаю:

Я кормил собаку печенью, содержащей цисты *Echinococcus*, затем в течение трех недель примешивал к пище собаки карминовокислый аммоний. Воднососудистая система[89] *Taenia echinococcus* окрасилась в довольно красный цвет, особенно красными были большие боковые стволы. Опыты с кормлением индигокармином не удались, так как соответствующие собаки не заразились *Taenia*. Но следует предположить, что индигокармин может накопляться вокруг так называемого известкового тельца.

При длительном кормлении *Mellina adriatica*, которая принадлежит к семейству *Terebellidae*, внутренние петли ее сегментарных органов, т. е. нефридий, накопляют кармин.

Таким образом, внутренние петли нефридий *Annelida sedentaria*, которые в своем большинстве обладают совершенно специфическим строением, соответствуют тем частям мочевых органов, которые я обозначил как клетки с кислой реакцией.

Из членистоногих были исследованы скорпионы и пауки, которым я впрыскивал аммиачный кармин в конечности. Последний жадно воспринимается кровяными тельцами, так что сердце кажется темнокрасным, но окраска зависит от накапливания здесь кровяных телец. Кроме кровяных телец окрашивается в темнокрасный цвет часть коксальной железы скорпионов и именно часть, которую проф. Ланкестер * (Lankaster)

* R. Lankaster. The Coxal Glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. of micr. Sci., v. XXIV, 1884, p. 156, Tabl. VIII, Fig. 7.

называет медуллярным веществом. Таким образом, эта часть соответствует терминальным мешочкам ракообразных; другой же отдел, состоящий из больших клеток, можно было бы сравнить с мочевым канальцем.[90]

Дальше я предпринял некоторые опыты с позвоночными, с впрыскиванием лакмуса. После впрыскивания синего лакмуса у мышей, кроликов, собак и голубей моча или мочевые конкременты становились ясно красными и при прибавлении щелочи последние принимали синюю окраску.

Покраснение у голубей, мышей и собак происходит через несколько минут после впрыскивания. Какими частями почек выделяется лакмус, в большинстве случаев нельзя было определить. Только два раза мне удалось констатировать синюю окраску мочевых канальцев. Это было у мыши, которой я впрыснул синий лакмус в полость тела.

Почки были совсем синими: на срезах многие мочевые канальцы были окрашены в синий цвет, и краска была связана с зернышками клеток. Ядра клеток были не окрашены.

Второй раз я наблюдал окрашивание в синий цвет отдельных мочевых канальцев почек при впрыскивании синего лакмуса в полость тела головастиков *Bufo cinerea*.

Как у мыши, так и у головастиков мальпигиевы тельца синеокрашенных мочевых канальцев остаются неокрашенными.

Я объясняю это явление таким образом, что лакмус выделяется мальпигиевыми тельцами и тотчас вытесняется водой дальше вниз и попадает в мочу. Когда мочевые канальцы также выделяют синий, т. е. щелочной, лакмус, то последний благодаря преобладающей кислой реакции мочи становится снова красным. Во всяком случае, во-первых, моча от впрыскивания синего лакмуса становится очень скоро красной и, во-вторых, я наблюдал несколько раз совершенно ясно синюю лакмусовую окраску мочевых канальцев.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛИМФАТИЧЕСКИХ ЖЕЛЕЗ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

(ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕНИЕ)

ВВЕДЕНИЕ

После опубликования моей статьи об экскреторных органах наземных членистоногих в Трудах международного зоологического конгресса в Москве в 1893 г., я продолжил свои исследования в этом направлении, подвергнув экспериментам формы, более интересные по своему систематическому положению. Воспользовавшись успехами бактериологии, я попытался применить бактериологические методы для обнаружения фагоцитарных органов у беспозвоночных. Я решил, таким образом, для выявления фагоцитарных органов, т. е. органов, имеющих какую-то связь с селезенкой, вводить бактерии в полость тела или в сосуды и исследовать позднее органы и ткани, в которых они отложились. Этот метод предвещал некоторые результаты в том смысле, что если употребляемые для этого бактерии были бы патогенными, то они, размножаясь, могли бы легко указать орган, который их воспринял.

Введение бактериологических методов в мои исследования заставило меня повторить исследование форм, изученных мною уже раньше, каковы моллюски и скорпионы, и посмотреть, как будет вести себя селезенка этих животных по отношению к бактериям, введенным в тело.

С этой целью в прошлом году я отправился во Францию в Институт Пастера, где провел первые эксперименты по применению новых методов исследования. Благодаря любезности

профессора Лаказ-Дютье, которому я выражаю свою благодарность, мне выслали из Баньюль на море и из Роскова необходимых мне животных, и я получил возможность сделать свои первые опыты в хорошо оборудованном для моих целей институте, воспользовавшись указаниями и советами моего друга Мечникова и его жены Ольги Мечниковой, которым я выражаю здесь свою самую глубокую благодарность, так же как и г-ну Л. Пастеру (L. Pasteur), давшему мне разрешение работать в институте, носящем его имя. Позднее я переехал в Росков, где благодаря гостеприимству директора зоологической станции г-на А. де-Лаказ-Дютье, я подвергнул экспериментам много форм, пересылка которых далеко от моря была бы трудна или даже невозможна. Вернувшись, наконец, в Россию, в течение зимы 1893 г. и до последнего времени я продолжал изучение самых различных форм и теперь хочу сделать короткое сообщение об уже полученных результатах, надеясь представить через некоторое время статью, сопровождаемую таблицами. Чтобы не загромождать изложение хронологическим описанием, я хочу придерживаться зоологической системы, обсудив раньше факты, которые я наблюдал у моллюсков и позднее у членистоногих.[91]

Так как моя недавно опубликованная статья является, собственно говоря, предварительным сообщением и так как таблицы будут приложены к статьям, которые я надеюсь опубликовать позднее, я в некоторых случаях воспользуюсь рисунками, приведенными в моей работе, цитированной вначале, т. е. в статье об экскреторных органах наземных членистоногих, и просто укажу номера рисунков и их объяснение.

МОЛЛЮСКИ

Мои первые опыты введения бактерий были сделаны в Институте Пастера в июне 1892 г. на *Pleurobranchus aurantiacus*, пересланном мне благодаря любезности профессора А. де-Лаказ-Дютье из Роскова в Париж. Я инъицировал

в полость тела или просто в подкожную ткань бацилл сибирской язвы (аспорогенная раса) и туберкулеза птиц *(B. tuberculosus avium)*. Уже через час после инъекции клетки селезенки *Pleurobranchus* были более или менее заполнены бациллами, что всецело зависело от количества введенных бацилл.[92] Животное, казалось, совсем не страдало, даже если это количество было очень большим и когда почти все клетки селезенки содержали бацилл, что было видно на аутопсии. Что же касается последних, то в первые 8—10 дней ни бациллы сибирской язвы, ни бациллы туберкулеза не испытывали никакого изменения. Спустя четыре дня после инъекции я взял со всеми необходимыми предосторожностями кусочек селезенки *Pleurobranchus* и сделал посев на бульоне; инъекция части этой культуры убила кролика, что показывает, что вирулентность не была ослаблена. Культуры, сделанные через 8 дней после инъекции *B. anthracis*, не дали колоний ни на желатине, ни на бульоне; таким образом, имеется основание предполагать, что бактерии были убиты. Что же касается микроскопических наблюдений в первые дни, приблизительно до десятого дня, то бактерии туберкулеза и сибирской язвы, заключенные в клетках селезенки, не представляли никакого изменения. Они очень легко окрашивались: первые — фуксином Циля, вторые — по методу Грама; но позднее, с десятого дня, бациллы сибирской язвы начинали терять свою правильную форму, их находили как бы раздробленными на маленькие кусочки неправильной формы; но все же я смог их констатировать до 18-го дня после инъекции.

Бациллы туберкулеза совершенно не изменяли своей формы и казались абсолютно неперевариmыми для клеток селезенки *Pleurobranchus*.

Я повторил те же опыты с *Phyline* и *Doris*; я всегда находил в их селезенке бактерий, но я ни разу детально не проследил ее действия на бактерий. В Роскове, где я имел в своем распоряжении большое количество морских моллюсков, я провел эксперименты с различными видами *Aeolis*, которые

не имеют, подобно *Pleurobranchus*, *Doris* и *Phyline*, резко отграниченной селезенки. У *Aeolis*[93] введение палочек сибирской язвы никогда не вызывало смерти, если только рана от инъекции не была слишком велика для этих маленьких животных. Бактерии поглощались клетками, напоминавшими клетки соединительной ткани, расположенной симметрично по бокам ноги. Подавляющее большинство бактерий абсорбировалось здесь, но их также можно было обнаружить на спинной стороне и даже в ткани спинных отростков. Бактерии наблюдались в течение нескольких дней; я имел *Aeolis*, у которых спустя 10 дней после инъекции бактерии сибирской язвы и туберкулеза оставались в клетках без изменений.

Головоногие сильно привлекали мое внимание, но, к несчастью, в Роскове они были довольно редкими. Я имел в своем распоряжении несколько *Octopus*, *Sepiola* и яйца сепии, которые мне дали несколько молодых животных; недавно перед моим отъездом я получил несколько молодых сепий. Полученные результаты подтвердили мои уже ранее опубликованные наблюдения над экскреторными органами головоногих, т. е. что почка выделяет индигокармин, а жаберные сердца — кармин, но что касается фагоцитарных органов, то их соотношения довольно сложные.

В то время как у брюхоногих и даже у пластинчатожаберных твердые вещества, введенные в какую-либо часть тела, транспортируются целиком в селезенку или в фагоцитарные клетки, разбросанные в соединительных тканях, у головоногих они остаются в том месте, куда они были введены. Так, я инъицировал в подкожную ткань *Octopus*, *Sepiola* и сепии чернила сепии, порошок кармина и некоторые культуры бактерий; все эти вещества, как вещества твердые, оставались на месте. Если я смешивал, например, чернила сепии с некоторым количеством аммиачного кармина и инъицировал эту смесь под кожу *Sepiola* или сепии, то спустя некоторое время жаберное сердце начинало окрашиваться в красный цвет. Это указывает на то, что кармин был поглощен кровью,

перенесен ею и отложен в железистых клетках жаберного сердца, но чернила сепии оставались на том же месте.

Бактерии туберкулеза и сибирской язвы, введенные при тех же условиях, также оставались в том месте, где они были введены; после нескольких попыток ввести их в кровообращение при помощи подкожных инъекций, я решил вводить твердые вещества в вену, и это очень хорошо удавалось, но чернила сепии, сперма морского ежа и асцидий почти тотчас же убивали экспериментальных животных. Чернила сепии, сперма морских ежей, порошок кармина, крахмал, которые всегда так хорошо переносились *Pleurobranchus* и *Doris*, оказывались смертельными для головоногих. *Octopus* погибали очень быстро с внешними признаками асфиксии; их руки были до-нельзя вытянутыми; было видно, что они еще пытались дышать кожей вследствие недостатка окисления в жабрах. И действительно, исследование жабер показало, что они становились совсем черными, если инъицировались чернила сепии, или красными, когда это был порошок кармина; или если это была, например, сперма морских ежей, то на срезах жабер можно было видеть, что все или почти все капилляры были набиты и закупорены спермой. Наоборот, если, вместо чернил сепии или спермы, брались культуры бактерий, которые я употреблял почти в том же количестве, т. е. в количестве одного или половины маленького шприца Правац, то *Octopus* и сепии прекрасно переносили эти инъекции, очень быстро оправлялись от наркоза и оставались живыми. Ни один *Octopus* не погиб от введения сибирской язвы или туберкулеза.

Как я уже сказал выше, чернила сепии и сперма заполняли капилляры в жабрах, а также частично в самих жаберных сердцах, и также в железе, которую г. Жубэн (Joubin *) называет селезенкой, роль которой я исследую позднее. Факт, что все твердые тельца, даже такие маленькие, как зерна чернил сепии или сперматозоиды морских ежей, собираются

* Joubin. Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes. Arch. de Zool. exp., 2-e série, t. III, 1885.

здесь и закупоривают капиллярные каналы, прежде чем они будут поглощены лейкоцитами, мне кажется, служит причиной смерти моих экспериментальных животных. Наоборот, если я инъицировал бактерий, то я их также видел в больших количествах в капиллярах жабер и жаберного сердца, но они были уже целиком поглощены кровяными тельцами или же окружены ими, или собраны в уголках жаберной пластинки; однако они не закупоривали просвета капилляров, и мне даже показалось, что много бактерий, а также кровяные тельца, наполненные бактериями, оставались вне жабер. Это быстрое поглощение бактерий кровяными тельцами не позволяло им приостановить циркуляцию в жабрах, вследствие чего животное оставалось живым. Ни один *Octopus* не погиб от нескольких повторных инъекций культур бактерий, которые я им сделал. После этих предварительных замечаний мы рассмотрим несколько подробнее судьбу бактерий, введенных в вены головоногих.

У *Octopus* при внутривенной инъекции бактерии сибирской язвы и туберкулеза всегда собирались в двух органах — в жабрах и в жаберных сердцах. Другие органы, так же как и кровь, оставались свободными от них или по крайней мере я не смог обнаружить присутствия бактерий спустя некоторое время после инъекции.

В жаберном сердце отмечалось более простое расположение. Между клетками губчатой ткани, образующей жаберное сердце и состоящей из клеток, которые содержат большей частью кристалловидные отложения, заметны скопления бактерий, образующие маленькие клубочки. Когда эти клубочки состоят из бактерий сибирской язвы, то на препарате, окрашенном по Граму, они представляются в виде синих точек, регулярно рассеянных в ткани жаберного сердца; клубочки бывают самой различной величины; одни образованы из нескольких бактерий, другие, наоборот, в два-три раза превосходят размеры конкрементных клеток жаберного сердца и слагаются из большого количества бактерий, обвивающих одна другую.

Во всех этих случаях бактерии все-таки не свободны, а заключены в клетку или целая группа клеток окружает клубочек из бактерий; при рассмотрении этого клубочка при очень сильном увеличении под иммерсией можно наблюдать, что он образован группой фагоцитарных клеток, набитых бактериями и собранных вместе в виде синего тела.

При более детальном исследовании ткани жаберного сердца *Octopus* видно, что она образована двумя родами клеток: во-первых, конкрементными клетками, в которых кристалловидное отложение занимает всю середину клетки, а ядро прижато к стенке клетки, и затем клетками, конкремент которых находится в стадии образования; эти клетки того же типа, но, так сказать, более молодые; во-вторых, имеются клетки типа соединительнотканных, которые очень похожи на кровяные тельца; они находятся между чисто железистыми клетками и обладают фагоцитарным свойством; эти последние клетки удерживают часть бактерий, которые проходят с венозным током крови, но большая часть бактерий попадает в жабры, где мы их еще встретим.

Я хочу только сказать несколько слов о роли, которую играют железистые клетки жаберного сердца. Их роль чисто химическая; и у *Sepiola* и *Sepia*, у которых железистые клетки бесцветны, видно, что сердце окрашивается в розовый цвет, если инъицировать синий лакмус; это показывает, что данные клетки содержат вакуоли, наполненные кислым веществом. Если ввести аммиачный кармин, то отчетливо видно, что кристалловидные отложения, находящиеся в клетках *Sepiola* и *Sepia*, окрашиваются в красный цвет, в то же время и все жаберное сердце кажется красным, за исключением его придатка, который остается бесцветным.

Комбинация этих двух экспериментов нам показывает, что роль жаберного сердца преимущественно химическая,* и

* Очень возможно, что здесь, как и в перикардиальной железе пластинчатожаберных, мы найдем гиппуровую кислоту.

только в некотором отношении оно обладает, кроме того, фагоцитарными свойствами. Но я все же всегда находил в жаберном сердце некоторое количество бактерий, удержанных в ткани, если я исследовал сердце сейчас же после инъекции или две-три недели спустя. В почке, через которую, так же как и через жаберное сердце, проходит ток венозной крови, бактерии не остаются или задерживаются лишь в исключительных случаях. Наибольшее количество бактерий находится в жабрах, и здесь их расположение достаточно сложно; в небольших количествах они имеются почти всюду, всегда в клетках, очень похожих на кровяные тельца, но связанных или приставших к стенкам сосудов, или, точнее, к окружающей ткани. Главная же масса находится около кровеносного сосуда, который проходит внутри. Если я правильно понимаю описание г. Жубэна (стр. 126), этот сосуд является веной, углубленной в толщу жаберной пластинки; эта вена имеет внутри щель или просвет для свободного прохода крови и отсюда до соединительной ткани, окружающей этот сосуд, можно видеть плотную массу из клеток, прижатых одна к другой, и имеющую вид лимфатической железы, наполненной лимфатическими клетками. Можно скорее сказать, что это не кровеносный сосуд, а лимфатическая железа, что-нибудь вроде мальпигиева тельца селезенки позвоночных, внутри которого видно несколько неправильных щелей для прохода крови. В этой группе клеток видны скопления бактерий, имеющие часто довольно странные, но правильные формы; я их находил на срезах, окрашенных по методу Грама, в виде четырех синих тяжей, расположенных почти посредине между центральной щелью или просветом кровеносного сосуда и его наружными стенками.

Я хорошо знаю, что одного описания без сопровождения рисунками недостаточно, для того чтобы показать столь запутанные факты, но я надеюсь скоро представить таблицы. В заключение я констатирую, что кровь переходит в часть жабер *Octopus* через скопления лимфатических клеток, может

быть железу, и здесь задерживается наибольшая масса бактерий. Я показывал срезы этих жаберных пластинок *Octopus* со скоплениями бактерий некоторым коллегам, бывшим одновременно со мной в Роскове, а именно гг. Пруо (Prouhot), Роковица (Rocovitza), в Париже Мечникову и некоторым другим. Я сфотографировал некоторые из этих срезов при различных увеличениях; фотографии очень отчетливы, и я их с удовольствием вышлю лицам, которые заинтересовались бы этим вопросом.

Г-н Жубэн описал большую железу, которая у всех головоногих помещена между жабрами и мантией; он предполагает, что эта железа может быть селезенкой; г. Кюэно * отвергает эту точку зрения и утверждает, что эта железа не имеет никакого отношения к образованию амебоцитов; я полностью присоединяюсь к мнению г. Кюэно. Я никогда не наблюдал, чтобы в этой железе скоплялись бактерии, ни тем более какое-либо другое вещество; несомненно, что когда мои осьминоги погибали от закупорки всех сосудов жабер чернилами сепии или другими веществами, кровеносные сосуды этой железы также были заполнены ими. Я исследовал также эту железу у молодых и взрослых сепий и думаю, что эта жаберная железа является скорее простым клеточным тяжем, который служит для поддержки жабр; она, таким образом играет роль опоры, тяжа, и клетки, ее образующие, мне скорее напоминают хрящевые клетки, чем железистые.

У молодых сепий я также нашел, что бактерии скоплялись в жаберных пластинках всегда у их основания. Я имею много срезов жабр молодых сепий, в которых скопились бактерии. На срезах, в центре, находят тяж, образованный из клеток, который является поддерживающим тяжем, или жаберной железой, других авторов; к этой железе прикреплены жаберные пластинки при помощи двойных слоев клеток;

* L. Cuénot. Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Arch. de Zool. exp., 2-me série, t. IX, p. 27.

в месте, где начинается сама жаберная пластинка, находится скопление клеток, целиком наполненных бактериями. Это скопление производит впечатление лимфатической железы, расположенной у основания жаберной пластинки. Таким образом, и у сепий, если можно полагаться на препараты, полученные от совсем молодых особей, мы имеем своего рода фагоцитарную железу, расположенную в самих жабрах.

Я провел также серию экспериментов с *Helix pomatia*, вводя в полость тела культуры сибирской язвы. Они переносили без какого-либо осложнения введение больших количеств бактерий, причем последние очень быстро исчезали из кровообращения, но в тканях ноги и особенно в клетках, окружающих легочные сосуды, я находил их в большом изобилии. Наибольшее количество бактерий находилось в клетках той части легочной области *Helix*, которая расположена по соседству с сердцем и почкой. Все бактерии были заключены в клетки, и мне удалось это показать не только на срезах, но также и in toto, окрашивая все легкое *Helix* по методу Грама и рассматривая его позднее под микроскопом. Бактерии сибирской язвы достаточно велики, для того чтобы их можно было видеть при слабом увеличении, и прекрасно различимы; определялись также места, где их скопления были наибольшими; этими участками всегда были наиболее тонкие места стенок легочной камеры, расположенные между сердцем и почкой.

Здесь главным образом находились захваченные бактерии в соответствии, так сказать, с фагоцитарными свойствами, которые проявляет клеточная ткань этой части легкого *Helix*, часть, являющаяся преимущественно фагоцитарной, в то время как в той части легких, где кровеносные сосуды образуют выпячивания в легочную камеру, т. е. в части, где дыхание наиболее активно, количество клеток, содержащих бактерии, было меньшим, что хорошо согласуется с физиологической функцией. Ничто не должно затруднять обмен газов

во время дыхания, и масса клеток, набитых чуждыми телами, вокруг легочных сосудов оказывалась бы вредной для этой функции. Были изучены различные части легких, почки, сердечной камеры и ноги, и я делал срезы обычным образом, наклеивал их на предметное стекло и окрашивал; ничего не было легче, как видеть бактерии в клетках ткани, окружающей кровеносные сосуды легкого. Без сомнения, бактерии также находились в клетках соединительной ткани других органов — почки, ноги, — но их главное скопление было в соединительной ткани легких.

Helix, которым инъицировалась сибирская язва, совершенно не страдали, и бактерии оставались в клетках очень долго; я находил их почти до 10—12 дней сохранявшими всегда один и тот же вид; * я даже должен сказать, что я никогда не видел их исчезновения, до тех пор пока я исследовал моих *Helix*, они всегда содержали бациллы сибирской язвы в соединительной ткани легких. Бактерии совершенно нормально окрашивались по методу Грама. Несколько *Helix*, получивших сибирскую язву, были помещены в термостат; большинство из них жило, часто прячась в раковину. Некоторые из них погибли, но в их крови я не нашел бактерий сибирской язвы, поэтому смерть должна быть приписана другим причинам.

Рассматривая *Helix*, рефрактерных к сибирской язве, я сделал еще несколько попыток введения сибирской язвы в смеси с различными порошками, каковы кармин, чернила сепии, порошок угля, и если при этом смертельные случаи были более многочисленны, то все же они не были вызваны сибирской язвой.

Теперь необходимо было определить, были ли бактерии

* Имеется наблюдение, которого у меня нет сейчас под руками, что бактерии сибирской язвы исчезали из тканей *Helix* приблизительно за 24 часа. Что касается аспорогенной формы сибирской язвы, с которой я экспериментировал, она сохранялась очень долго.

сибирской язвы, находимые так долго в ткани легкого *Helix*, живыми или мертвыми. С этой целью я брал кусочки легочной ткани *Helix*, которым были произведены инъекции сибирской язвы через различные интервалы времени, и делал посевы на желатине; одновременно я инъицировал мышам под кожу растертую ткань *Helix*. Этой серией опытов было показано, что бактерии оставались живыми в тканях *Helix* до 48 часов после инъекции. В этот промежуток времени на желатине разрастались характерные колонии сибирской язвы, и несколько мышей погибли при всех признаках этой инфекции. После 48 часов мои пробы культур оставались бесплодными, поэтому можно предположить, что бактерии были уже убиты, хотя они еще окрашивались обычным образом по методу Грама. Надо думать, что бактерии были убиты соками клеток, которые их поглотили.

Я имею еще много *Helix* через 15—20 дней после инъекции сибирской язвы, которые я еще надеюсь исследовать; в ткани легкого *Helix* через 24 дня после инъекции я еще нахожу бактерии, красящиеся по методу Грама.

Что же касается расположения бактерий в клетках ткани легочной области *Helix*, то их находят в мелких соединительнотканных клетках; эти клетки относительно бедны протоплазмой; они напоминают скорее лейкоциты, как их изображает Кюэно на рис. 18 своей интересной работы над легочными брюхоногими.[94]

Бактерии сибирской язвы редко видны удлиненными, обычно они согнуты или сложены; кроме целых бактерий, находят также обломки бактерий, растворенные или переваренные. Часто видны места, где скопление бактерий наибольшее; это зависит от соответствующего скопления клеток, которые их абсорбировали. Это скопление клеток, из которых большинство или по крайней мере все поверхностные клетки содержат бактерий или их остатки, напоминает лимфатические гнезда, можно сказать своего рода мальпигиевы тельца селезенки позвоночных. Центральные клетки этих скоплений

мне казались гораздо более мелкими; они состоят из ядра с очень тонким слоем протоплазмы, как это бывает у очень молодых лимфатических клеток.

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Ракообразные

Было произведено много исследований различных групп ракообразных, но результаты, которые я получил, еще недостаточно полны, хотя некоторые наблюдения, может быть, интересно продолжить.

У некоторых листоногих, в частности у *Limnadia*, я нашел у основания брюшных ножек железы, которые абсорбировали зерна чернил сепии и даже тушь; расположение этих желез было очень правильным.

Бокоплавы дали мне также несколько наблюдений, о которых следовало бы упомянуть; большим *Talitrus*, которых я в изобилии находил в окрестностях Роскова, мне удавалось произвести инъекции и сохранить этих животных живыми в течение нескольких дней. Я воспользовался ими для введения кармина и индигокармина, с тем чтобы видеть, не будут ли их желудочные железы, которые так сильно наполнены конкрементами, выделять одно из этих веществ, столь удобное для определения органов почечной экскреции. Если в отношении этих желез я не смог ничего констатировать, то все же я нашел нечто неожиданное. У *Talitrus*, которым был проинъицирован кармин, я увидел, что кармин окрасил два органа; в первую очередь антеннальные железы у основания антенн и все, окружающее сердце. Что же касается антеннальных желез, то только терминальные мешочки экскретируют кармин, в то время как канальцы железы остаются бесцветными.

Рассматривая сердце ближе, мы видим, что оно окружено сеткой из красных клеток, которые покрывают его не только снаружи, но также проникают внутрь сердца; эти клетки

продолжаются также на различных мускульных тяжах, которые идут от сердца к стенкам тела. Эта сетка снаружи сердца сжата сильнее, но клетки, которые ее образуют, всюду одного типа; они достаточно велики, с одним, а иногда двумя ядрами и наполнены гранулами, обычно желтоватыми, но окрашивающимися кармином в красный цвет. После введения синего лакмуса эта сетка принимает розовую окраску, которая становится синей, если ее поместить в щелочные пары (аммиак).

Эти грануляции, окрашенные в красный цвет, или, может быть, отложения самого кармина в этих клетках придают им окраску, которая делает их столь заметными. Эти клетки не имеют ничего общего с жировым телом *Talitrus*, которое имеет совершенно особую структуру и никогда не абсорбирует кармин. Они также отличаются от клеток или желез, которые проф. Делла-Валь (A. Della Valle *) описал у основания ноги гаммаридов. Это специальная пери- или интеркардиальная сетка, которая может быть скорее сравнена с перикардиальной тканью насекомых благодаря реакции и структуре клеток, ее составляющих.

Таким образом, это настоящие железистые клетки, не имеющие прямого отношения к образованию кровяных телец, как это предполагал г. Кюэно, который очень хорошо видел эти клетки у молодых, весьма прозрачных особей *Gammarus locusta*. На рисунке, который сопровождает его статью (табл. XV, рис. 1), он даже указывает слой клеток, прикрепленных внутри стенки сердца. Чтобы хорошо видеть их расположение, надо удалить сердце у животного после инъекции кармина, и тогда сетка выявляется с полной отчетливостью; чтобы видеть отношения этих клеток к стенкам тела и сердца, надо сделать срезы, которые довольно легко удаются. Эти клетки, так же как и перикардиальные клетки насекомых, не обладают

---

* A. Della Valle. Intorno agli organi di escrezione di alcuni Gammarini. Bool. della Soc. di Natur. di Napoli. Ano 3, t. 2, 1889, p. 1.

фагоцитарными свойствами и не поглощают ни твердых тел, ни бактерий, введенных в тело. Кроме этих перикардиальных клеток, *Talitrus* обладает настоящей, довольно развитой жировой тканью, соответствующей аналогичной ткани насекомых.

Эта ткань не везде однообразна, напротив, имеется достаточно большая разница в различных частях тела, но в общем она состоит из клеток двух родов: 1) жировых клеток в собственном смысле слова, которые содержат очень крупную каплю жира, окруженную более или менее обильной протоплазмой; ядро оказывается сжатым между границами клетки с центральной жировой каплей; 2) мелких клеток, расположенных в различных участках жировой ткани, рассеянных по-одиночке или образующих группы; эти мелкие клетки не содержат жировых телец; они являются фагоцитами, поглощают бактерий и твердые тела, введенные в организм и, следовательно, являются истинными лимфатическими клетками бокоплавов. Их величина полностью соответствует амебоцитам. Бактерии сибирской язвы или туберкулеза, которые я вводил в тело *Talitrus*, всегда поглощались этими клетками и в некоторых местах, особенно вокруг жабр, имелись участки, совершенно заполненные бактериями.

Среди других ракообразных я немного исследовал некоторых десятиногих, специально *Astacus fluviatilis*, которого можно добыть на парижском рынке; затем *Palaemon* в Роскове и, наконец, несколько крабов. У всех этих декапод я нашел в жаберных железах бактерий, которых я им инъицировал в тело. Таким образом, эти железы фагоцитарные, как я это указал и как утверждает г. Кюэно на стр. 399 своей статьи. Что же касается выяснения вопроса, перевариваются ли бактерии клетками железы или только удерживаются ими, то я думаю, что в первые дни после инъекции они остаются еще живыми. По крайней мере с *Astacus* я провел один опыт: кусочек жабры, спустя 4 дня после инъекции сибирской язвы, был растерт и смешан с желатиной; разрослось много колоний бактерий сибирской язвы. Этот эксперимент

может служить указанием на то, что бактерии сибирской язвы остаются живыми в жаберных железах в течение нескольких дней.

Паукообразные

Я начал мои исследования над заражением паукообразных бактериями в Париже в Институте Пастера. Я употреблял в то время аспорогенную форму сибирской язвы и бактерий птичьего туберкулеза. Мои первые попытки были проведены на скорпионах *Androctonus ornatus* Kessler и *Buthus europaeus* C. Koch, которых я с этой целью привез из моей лаборатории в Петербурге, и добытых на Кавказе. Как можно было предвидеть согласно моим исследованиям над этими объектами (стр. 36 моей статьи),* бактерии должны были поглощаться селезенкой скорпионов и фагоцитарными клетками жирового тела, так же как у пауков в собственном смысле слова.[95] Это предположение оправдалось, и в указанных клетках я всегда находил те виды бактерий, которые я вводил в их тело. Во время моего первого пребывания в Институте, т. е. в июне 1893 г., я сумел сделать только это наблюдение. В сентябре, вернувшись из Роскова, я провел в Париже еще один месяц, работая в Институте Пастера, и тогда мне удалось заразить аспорогенной формой сибирской язвы, т. е. вызвать заболевания скорпионов и пауков. Чтобы достигнуть этого результата достаточно было поместить опытных животных в термостат при более высокой температуре, чем температура окружающей среды, и большинство скорпионов и пауков погибали от сибирской язвы.

Наблюдения над скорпионами и, в частности, гистологическое исследование их тканей были произведены в большинстве случаев в Петербурге после моего возвращения из Парижа.

Что же касается наблюдения над заражением скорпионов, то они были проведены в Институте Пастера; эксперименты,

---

* A. Kowalevsky. Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Travaux du Congrès intern. de Zool. à Moscou en 1892.

связанные с бактериологическим заражением, были более полными по сравнению с теми, которые я произвел позднее. Скорпионы *Androctonus* были мне пересланы из Баньюль на море благодаря любезности г. Лаказ-Дютье. Я хочу подытожить результаты.

8 октября 10 скорпионов были заражены инъекцией культуры аспорогенной формы сибирской язвы и 8 из них были помещены в термостат. Кровь и селезенка этих скорпионов изучались различными способами. В первое время после инъекции я смог констатировать в крови присутствие бактерий моментальным исследованием ее на предметном стекле, но уже спустя час я обычно ничего не находил, за исключением тех случаев, когда доза была исключительно большой; тогда я извлекал капельки крови и делал посевы на желатине. Кровь, которую я взял из ножки скорпиона через $4^1/_4$ часа после инъекции, дала на желатине рост колоний бактерий сибирской язвы.

Посев крови, взятой через $4^1/_2$ часа после инъекции, сделанный таким же образом, не дал колоний бактерий сибирской язвы.

В селезенке того же самого скорпиона уже на предметном стекле я нашел бактерий сибирской язвы, а кусочек этой селезенки, растертый и посеянный на желатине, на другой же день дал много колоний бактерий сибирской язвы. Эти эксперименты показывают, что несколько часов после инъекции бактерии оставались в крови, затем они из нее исчезали, но я находил их живыми в селезенке скорпиона. Скорпионы, которых я оставил в термостате, проявляли заметно выраженное ослабление в течение двух или трех дней и затем необычайно быстро умирали после выявления признаков болезни. Кровь этих скорпионов была пересыщена бактериями сибирской язвы, и маленькая капля, взятая со всеми необходимыми предосторожностями и посеянная на желатине, давала массу колоний; нескольким мышам была введена кровь от больного или умирающего скорпиона, и все они погибли от сибирской

язвы. Эксперимент на скорпионах был, таким образом, завершен; ход инфекции представляет полную аналогию с ходом инфекции у позвоночных.

Параллельно с бактериологическими наблюдениями были проведены гистологические исследования, или же зараженные особи консервировались в сулеме с уксусной кислотой, нумеровались, а срезы делались в Петербурге. Я имею сейчас не только большую серию срезов различных инфицированных органов, но также и фотографии с этих препаратов. Как можно было предвидеть, бактерии сибирской язвы, после того как они были поглощены селезенкой и фагоцитарными клетками жирового тела скорпиона, оставались заключенными в клетках, умирали и несомненно переваривались в том случае, если окружающая температура была неблагоприятной для их размножения; в противном случае они брали верх, размножались и тогда их находили в большом количестве сначала в органах, которые их поглотили, а затем они снова попадали в кровь и переполняли ее, не будучи побежденными амебоцитами. На срезах селезенки и скоплений клеток жирового тела, находящихся над сердцем и под ним, видны массы бактерий. В селезенке они рассеяны повсюду, так же как черные зерна туши и кровяные тельца в селезенке скорпиона, представленные на рис. 48, 49, 50 и 52 моей статьи; в жировом теле они расположены между кислыми клетками, или жировыми, в собственном смысле слова; их находят в клетках *C* жирового тела (рис. 41 моей статьи) или в местах, где таковые находятся. Бактерии никогда не проникают внутрь клеток, которые я назвал кислыми (*acd*) и прозрачными (*ad*) клетками жирового тела.

Еще несколько слов о селезенке скорпиона. У скорпионов, долго живших после инъекции им кармина, который, как известно, жадно поглощается селезенкой, последняя сильно увеличена в объеме; она становится почти в два раза больше.

Я изучал также образование селезенки у эмбрионов скорпионов. Это орган, который появляется довольно поздно,

когда эмбрион уже почти вполне сформирован. У взрослых инфицированных скорпионов селезенка на срезе оказывается в 5 или 6 раз больше ганглия нервной цепочки, который находится под ней; у молодого скорпиона она меньше, чем срез нервной комиссуры между ганглиями брюшной цепочки.

Среди кольчатобрюхих паукообразных я исследовал еще в этом году *Galeodes*, или сольпугу, применяя указанные выше методы.

Уже при введении аммиачного кармина наблюдается, что через несколько часов кровь становится бесцветной и что кармин поглощен некоторыми тканями; заметно, что клетки вокруг сердца и некоторые части брюшных колец становятся красными, в то же время известная краснота остается также и в мускулах. Исследуя подробнее при помощи микроскопа причины этого покраснения, мы находим два элемента, которые поглотили кармин. Эти элементы те же, что и элементы, абсорбирующие кармин у других паукообразных, которые я уже описал в моей статье на 34 и 35 стр. и изобразил на рис. 32 и 34, *acd*; это клетки, соответствующие жировым клеткам других пауков; но только, в то время как у самих пауков и скорпионов эти жировые клетки очень сильно развиты и часто образуют компактные массы (например, рис. 35—36), у *Galeodes* эти клетки изолированы, разбросаны то там, то здесь между другими тканями, между мышечными волокнами и только в нескольких местах вокруг сердца они образуют скопления, подобные тем, которые образуют жировые клетки вокруг сердца скорпиона (рис. 42 и 43).

Но, кроме этих клеток, мы находим еще у *Galeodes* группы клеток, соответствующих клеткам *c* (рис. 32 и 34), которые образуют большие скопления вокруг сердца и вдоль брюшных сегментов; эти клетки абсорбировали много кармина и таким образом ясно отличаются от других тканей *Galeodes*. Если вскрыть *Galeodes*, которому был проинъицирован кармин, после поглощения последнего тканью, то мы найдем между сердцем и двумя большими продольными мускулами, которые его

сопровождают, скопление красных зерен, образованное группами клеток, поглотивших кармин. Эти скопления соответствуют камерам сердца, и их можно рассматривать как группировки, соответствующие частям сердца каждого сегмента: в каждом сегменте эти скопления не совсем одинаковы, они еще более скучены и сжаты в передних частях сегментов. Эти скопления клеток вокруг сердца в передней части каждого сегмента образуют направо и налево тяжи или группы клеток того же рода, которые спускаются на брюшную часть тела, почти до продольных брюшных мускулов.

Эти боковые тяжи из групп клеток примыкают к передним частям брюшных сегментов. Кроме этих главных центров, подобные группы находятся еще вокруг нервной системы и главных трахеальных стволов. Эти группы, или скопления, клеток соответствуют клеткам *c* рис. 32 и 34 моей статьи; но только у пауков и скорпионов они более или менее изолированы одна от другой жировыми клетками, которые у *Galeodes* очень редки, в то время как клетки типа *c* сильно преобладают. Таким образом, жировое тело *Galeodes* сильно отличается от такового других наземных членистоногих; оно очень бедно жировыми клетками в собственном смысле слова; можно было бы даже сказать, что этого тела не существует у *Galeodes* и что оно представлено изолированными клетками, которые, может быть, выполняют здесь другую физиологическую функцию, например функцию, соответствующую функциям перикардиальных клеток насекомых.

Если теперь, вместо кармина, мы введем бактерий сибирской язвы, мы найдем, что все эти группы клеток *c*, которые окружают сердце и спускаются на боковые части брюшка, поглощают бактерий с той же жадностью, с какой они абсорбировали кармин; таким образом, эти клетки фагоцитарные.

Galeodes не рефрактерны к сибирской язве, а наоборот, они очень чувствительны к ней и быстро умирают; кровь наполняется бактериями, которые проникают между всеми органами и тканями, но в большей части они остаются

сгруппированными в клетках, соседних с сердцем, и в боковых частях брюшных сегментов, как мы уже говорили. Основываясь на фагоцитарной роли этих групп клеток и на том, что они образованы клетками, имеющими полное сходство с лейкоцитами крови, я считаю возможным рассматривать эти скопления как места, где образуются кровяные тельца, т. е. как известного рода элементы диффузной селезенки, как это встречается у *Aeolis* и многих других беспозвоночных животных.

Пауки

Среди настоящих пауков я изучил в Париже *Epeira diadema* и *Lycosa Latreilli* в России; исследование ограничилось простым экспериментом введения сибирской язвы, к которой пауки чрезвычайно чувствительны; если только окружающая температура хоть сколько-нибудь благоприятствовала размножению бактерий сибирской язвы, оба указанные вида умирали через 24—48 часов, и их кровь, а также и их жировое тело были перегружены бактериями. Срезы их жировых тел показывали, что бациллы заполняли все участки, где расположены клетки *l* (фиг. 32—36), т. е. фагоцитарные клетки. Кислые клетки *acd* и светлые *ad* всегда оставались свободными. Бациллы, кроме жирового тела, проникали через мельчайшие щели и каналы среди других тканей в нервную систему, т. е. в головной или грудной ганглии и, следовательно, в сердце и в кровь, но их наибольшая концентрация находилась в области клеток *l* жирового тела. Это подтверждает сравнение, которое я сделал в другом месте — сходство жирового тела пауков с селезенкой позвоночных.

Многоножки

Из многоножек я на этот раз исследовал почти исключительно большую сколопендру Крыма — *Scolopendra morsitans*. Я инъицировал им культуры *Bacillis subtilis prodigiosus*

и *anthracis*; все три вида бактерий оказались патогенными для сколопендр, и за два-пять дней при комнатной температуре последние заболевали и умирали. Чисто бактериологические наблюдения над ходом болезни были поверхностны, т. е. я был не в состоянии их проследить совершенно методично, но все же я заметил исчезновение бактерий из крови через несколько часов после введения, их почти полное отсутствие в первый и во второй день, появление в небольшом количестве на третий или на четвертый день, и почти всегда смерть животного на пятый или шестой день, когда кровь была наполнена бактериями; наблюдения были чисто микроскопическими, т. е. как исчезновение, так и появление бактерий устанавливались по окраске метиловой синькой капелек крови, подсушенных на предметном стекле.

Исчезновение бактерий после инъекций обязывало меня отыскать органы и участки, где находились бактерии во время их отсутствия в крови, и первые же срезы мне их открыли в скоплениях клеток, рассеянных в различных местах жирового тела. Эти группы клеток я уже обнаружил больше двух лет тому назад и упоминал о них в своем исследовании над экскреторными органами на стр. 30, где я говорил: «эти скопления (лейкоцитов, окружающих посторонние тела) были распространены по всей полости тела, и я не заметил, чтобы они особенно преобладали в том или другом месте». В этих скоплениях, или группах, клеток я находил также бактерий.

Когда я опубликовал свою статью об экскреторных органах, я не уделил должного внимания этим скоплениям клеток, но, когда их роль как органа, очищающего кровь, стала ясной, изучил их более детально; однако исследования продолжаются и я надеюсь разрешить еще несколько вопросов относительно этих органов. Я хочу их назвать просто лимфатическими железами. Что же касается их структуры, то они представляют скопления клеток, имеющих вид лейкоцитов, тесно прижатых одна к другой, напоминающих те клеточные скопления, какие мы видим на рис. 49 и 52 моей статьи

об экскреторных органах; клетки не совсем сходны, но, также, как и на рис. 52, имеются достаточно крупные клетки с большими ядрами и другие совсем маленькие. На большинстве срезов эти железы кажутся образующими достаточно компактную группу клеток, но тем не менее в некоторых случаях я нашел много маленьких каналов, которые их пересекали и их структура может быть скорее сравнена с губчатой структурой.

Они были всегда расположены по обе стороны тела, по бокам между брюшным нервным стволом и латеральными трахеями, симметрично с одной и с другой стороны тела; однако с одной стороны ближе к нервному стволу, а с другой стороны более удаленно; я никогда не находил их около сердца и даже в верхней части тела, выше кишечника. Недавно мне удалось их увидеть невооруженным глазом или под лупой, и я надеюсь, что это поможет мне уточнить их расположение. Эти железы всегда окружены со всех сторон жировым телом *ad* (рис. 25—26), но таким образом, что в одних местах клетки жирового тела непосредственно касаются этих желез, в других — имеются лакуны между железой и клетками жирового тела. Эти железы как бы подвешены или удержаны на стволах жирового тела *ad*, но они непосредственно окружены или как бы купаются в жидкости, которая циркулирует в полости тела. Я имею несколько фотографий срезов этих желез после поглощения бацилл сибирской язвы; на каждом срезе, сделанном мною у одной сколопендры через 1,5 часа после заражения, я насчитывал 40—60 бацилл; они находились внутри клеток; некоторые из них казались деформированными.

Несмотря на то, что структура этих желез еще не вполне изучена, что я надеюсь сделать в будущем на экземплярах сколопендры, которых я привез с собой, я все же полагаю, что мои наблюдения дают мне право рассматривать эти железы как лимфатические железы или селезенку многоножек.[96]

Насекомые

Из насекомых я недавно исследовал только несколько прямокрылых, но полученные мною результаты представляют некоторый интерес.

Я начал с саранчевых и вначале с формы очень распространенной в Крыму, где я проводил лето, — с *Acridium*, или *Caloptenus italicus*. *Caloptenus* оказался необычайно чувствительным ко всякого рода бактериям; все бациллы, которых я перечислял в связи с работой над многоножками, явились патогенными и всегда смертельными для моих *Caloptenus*. Для обнаружения органов, где скапливаются бактерии, я выбрал маленького *Caloptenus*, умирающего от сибирской язвы; я его законсервировал и препарировал обычным способом, заключил в парафин и приготовил срезы. Срезы были окрашены по методу Грама, и я был действительно изумлен, когда увидел почти черный тяж (линию), который проходит под сердцем, между сердечной областью и полостью тела в собственном смысле слова. Этот тяж был образован из массы бактерий, покрывающих одни другие, сильно окрашенных и представляющих, таким образом, почти совершенно непрозрачную линию или ленту.

В моих исследованиях над экскреторными органами, я уже хорошо видел этот орган и на стр. 15 я писал: «У прямокрылых абсорбция осуществляется непосредственно при помощи клеток мембраны, которая отделяет перикард от полости тела, расположенной ниже (рис. 8 и 9)», но, правда, мне тогда не пришло в голову, что эта мембрана, как я ее тогда назвал, может быть органом, имеющим это значение. Для краткости я назову сейчас этот орган с е л е з е н к о й. Селезенка саранчевых представлена на рис. 8 и 9, *f* моей статьи об экскреторных органах, но только у *Caloptenus*, умерших от сибирской язвы, она была относительно в два раза более широкой и слагалась почти исключительно из бацилл.

После обнаружения этих фактов я брал *Caloptenus* в различные моменты инфекции, начиная с 5—10 минут после введения бактерий в тело, до того момента, когда болезнь начинала себя проявлять. В первые минуты после инъекции я еще находил бактерий в крови, затем они исчезали: селезенка содержала их всегда с первого же момента, и у одного *Caloptenus*, которого я подробно исследовал, через полчаса после инъекции сибирской язвы я нашел почти в половине клеток селезенки или целые бациллы, или кусочки бацилл, или совсем маленькие, часто деформированные фрагменты. Когда я показал эти препараты моему другу доктору Бардах, он был того мнения, что маленькие кусочки, так же как и обломки бацилл, которые видны, являются остатками бактерий, переваренных клетками селезенки. Таким образом, имеется своего рода борьба между клетками селезенки *Caloptenus* и бактериями; большое количество последних разрушено — переварено, но остаются другие, которые берут верх; тогда они энергично размножаются и на более поздней стадии болезни бактерии размножаются все больше и больше, окружая и разлагая клетки селезенки, чтобы их заместить и частично их совершенно растворить к моменту, близкому к смерти животного.

Что касается анатомии селезенки у *Caloptenus italicus*, то она представляет собой мембрану, толщина которой везде или почти везде состоит от трех до шести клеток, расположенных одна на другой; по крайней мере на срезах можно сосчитать от трех до шести клеток или ядер. К самому сердцу и к боковому концу мембрана утончается до толщины одной клетки; она таким образом толще в середине сегментов, чем на их границе, но все же у *Caloptenus* клетки селезенки находятся на всей этой мембране, которая частично является мышечной. Грабер (Graber *) ее уже очень хорошо описал и изобразил; ** Грабер очень удачно называет эту мембрану

* V. Graber. Über den propulsatorischen Apparat der Insecten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX, S. 129.

** Табл. VIII, фиг. 1, 2, 3, 4, *fs*, *s*.

Pericardialseptum, мы также будем называть ее перикардиальной септой; он рассматривает ее частично как мышечную, частично как образованную из своего рода соединительной ткани, которую он обозначает у саранчевых как reticuläres Bindegewebe. Селезенка *Caloptenus* находится непосредственно под Pericardialseptum Грабера, и клетки селезенки прилегают к этой септе; последняя является их поддержкой, однако совсем не тем же образом, как мы это увидим позднее, говоря о селезенке других прямокрылых.

После того как я нашел селезенку у *Caloptenus italicus*, я захотел посмотреть, имеется ли что-либо похожее у других прямокрылых и вообще у других насекомых, и я взял форму, первую попавшуюся мне под руку и лучше всего годившуюся для подобного рода экспериментов, — *Truxalis*. *Truxalis* сразу же после инъекции сибирской язвы заболевали, но когда я стал искать у них селезенку в том же самом месте, что и у *Caloptenus*, то я скоро был разочарован, ничего не найдя там, кроме перикардиальной септы. Септа действительно была здесь, но я не находил клеток селезенки; я взял тогда других насекомых — *Platycleis grisea*, *Mantis*, *Locusta*, и все эти животные умирали от сибирской язвы, но ничего не было обнаружено, что напоминало бы мне селезенку, по крайней мере в том месте, где я надеялся найти ее на основании фактов, наблюдавшихся у *Caloptenus*. После этой неудачи я снова вернулся к *Truxalis* — форме более удобной для приготовления срезов. Изучая ее более внимательно, мне, наконец, также удалось найти у нее селезенку, с той только разницей, что у *Caloptenus* селезенка расположена почти по всей своей длине под перикардиальной септой, а у *Truxalis* селезенка лимитирована несколькими сегментами, главным образом первыми брюшными сегментами. В этих сегментах селезенка организована так же, как и у *Caloptenus*. У *Platycleis*, *Mantis* и *Locusta* я не смог обнаружить селезенки и даже у *Truxalis* я нашел ее только недавно и еще продолжаю мои исследования.

Мне гораздо больше посчастливилось с *Gryllus domesticus*. Уже первая инъекция кармина показала, что под сердцем, в первом и во втором брюшных сегментах, симметрично по обеим сторонам тела расположено скопление лимфоидных клеток. Если ввести в тело сверчка кармин или тушь и вскрыть его через несколько часов с брюшной стороны, с тем чтобы сохранить сердце и окружающие органы, то видны с большой ясностью две пары красных или черных пластинок соответственно кармину или туши, расположенных по обе стороны сердца в первых брюшных сегментах. Эти две пластинки по отношению к сердцу представляют как бы две части одного креста, только последний, если можно так выразиться, двойной, потому что с каждой стороны имеется две части. Эти четыре пластинки образуют селезенку; они имеют к сердцу несколько заостренную или коническую форму и расширенную к их внешним или боковым концам. Своими заостренными концами они касаются сердца, а их расширенные части покоятся или на стволе боковой трахеи, или, если они растянуты переваренными веществами — слишком раздуты, выпячиваются в полость тела.

На поперечных срезах селезенка представляется в виде двух тяжей, расположенных симметрично по двум сторонам тела; когда селезенка слишком наполнена посторонними телами, она даже отделяется от септы и тогда видно, что это орган, который лишь соприкасается с септой, но не является самой перикардиальной септой. У сверчка яснее чем у кого либо видно, что селезенка — это совершенно определенный и ограниченный орган и представляет несколько различий по сравнению с селезенкой других насекомых, которых я изучал до настоящего времени. У *Caloptenus*, *Truxalis* и у других саранчевых, которых я упоминал в моих исследованиях экскреторных органов, введение кармина вызывало более или менее резкое покраснение перикардиальных клеток, но сама селезенка оставалась очень слабо окрашенной. Несмотря на то, что я не упоминал

об абсорбции кармина и что на рис. 7 и 9 я не изобразил красных гранул в септе *f*, они там все же имеются в той же степени, что и в лейкоцитах; лейкоциты всегда абсорбируют в случае инъекции кармина некоторое количестго этой краски и консервируют ее, так же как клетки селезенки *Acridium*, *Truxalis*, *Caloptenus* абсорбируют кармин, но не образуют компактных красных пластинок, как у сверчка. Я также заметил, что, в то время как абсорбция аммиачного кармина клетками селезенки происходит очень энергично, перикардиальные клетки сверчка менее жадны к этому веществу и окрашиваются слабо.

Селезенка сверчка состоит, следовательно, из четырех пластинок, расположенных симметрично по обе стороны сердца и находящихся в непосредственной связи с сердцем. Эти пластинки, собственно говоря, являются настоящими выпячиваниями сердца; это как бы четыре сплющенных кармана, расширенных на внешних концах. Полость сердца продолжается в эти карманы, так же как стенки сердца образуют внешние стенки этих выпячиваний. Только в то время как стенки сердца толстые и мускульные, стенки пластинок селезенки едва заметны, и я не мог констатировать присутствия мышечных волокон. Что касается полости этих пластинок, то она бывает в самом различном состоянии; в некоторых случаях ее совершенно не видно, настолько она бывает заполнена компактной массой клеток, в других случаях полость очень широка и ее сообщение с полостью сердца выявляется совершенно ясно. Я имел несколько случаев, которые я рассматриваю как патологические, когда пластинки были очень сильно вздуты и представляли собой настоящие шары, наполненные жидкостью без клеток. Сообщение между полостью этих пластинок и полостью сердца не совсем свободно, в месте перехода видны клетки, так сказать, губчатой структуры, которые как бы суживают канал сообщения и могут иногда совершенно его закрыть. Я хорошо вижу, что эти детали без рисунков мало убедительны, но я надеюсь скоро представить

таблицы к моей более подробной статье, которая находится в стадии подготовки. Я также обладаю несколькими наблюдениями над развитием селезенки сверчка. Это постэмбриональный орган. Молодые сверчки обладают лишь простыми скоплениями клеток и только позднее начинается образование главных выпячиваний, которые проникают в эти группы клеток. Также и молодые *Acridium* или *Pachytilus migratorius*, которых я имел недавно, обладают тоже двумя парами утолщений септы в первых брюшных сегментах.

Я повторил с селезенкой сверчка часть экспериментов, которые я проводил на других насекомых, и я их здесь кратко резюмирую. Кроме кармина и туши, я вводил также кровь млекопитающего, как я это делал, изучая селезенку *Pleurobranchus* в 1889 г. и как г. Кюэно проделал это с таким успехом позднее. Кровяные тельца млекопитающих, введенные в тело сверчка, быстро поглощаются селезенкой и при вскрытии полости тела она видна в виде почти совершенно красного креста.

На срезах селезенки мы находим, в зависимости от веществ, которые введены в тело, что последние наполняют клетки селезенки, и мне даже казалось, что я их видел в лакунах между клетками. Последний случай мне представляется почти нормальным для кровяных телец; они не только раздувают плазму клеток селезенки и группируются вокруг ядер клеток, но даже видны между клетками; это могло бы происходить post mortem; клетки селезенки абсорбируют большое количество кровяных телец, которые они могут удержать, пока они еще живы; после смерти они выпускают те, которые были наиболее удалены от центра, — ядра, и эти тельца оказываются тогда на срезах вне клеток. Для окрашивания гемоглобина я употреблял эозин, а ядро клеток окрашивалось гематеином по Майеру.

Сверчки переносят инъекции крови; было бы интересно посмотреть, в течение какого времени и как клетки их селезенки поглощают и переваривают кровяные тельца различных позвоночных.

После этих экспериментов я начал вводить бактерий и это снова были преимущественно бактерии сибирской язвы и птичьего туберкулеза. Что касается первых, то они очень патогенны для сверчков и даже при температуре комнаты, в которой содержались инфицированные сверчки, равной приблизительно 22—23° С, мои сверчки заболевали и умирали. Селезенка больных, но еще живых сверчков была пересыщена бациллами сибирской язвы до такой степени, что на срезах не только клетки, но и межклеточные лакуны оказывались наполненными ими.

Введение бактерий туберкулеза было также демонстративно; они были абсорбированы селезенкой, как и всякие посторонние для организма тела, и их всегда можно найти в клетках селезенки и еще кое-где в скоплениях лейкоцитов. Их наибольшая масса находится в периферических клетках селезенки, главным образом в расширенных боковых частях.

Все бациллы поглощены клетками; свободных бацилл не видно. Сверчки, которые получили туберкулез, жили очень долго, и у меня есть несколько экземпляров, которые уже провели 10 дней в термостате при температуре 33° С. Один умер через 7 дней; некоторые тельца крови, окрашенные фуксином Циля, содержали группы бактерий туберкулеза. Последний сверчок умер через 22 дня после введения туберкулеза. Многие клетки селезенки были наполнены большими массами или группами бацилл; я полагаю, что они размножились внутри клеток. Кровяные тельца их также содержали.

Я продолжаю изучать этот вопрос.

НОВАЯ ЛИМФАТИЧЕСКАЯ ЖЕЛЕЗА У ЕВРОПЕЙСКОГО СКОРПИОНА

Известно, что Бланшар обнаружил у скорпионов лимфатическую железу, которая в виде маленького клеточного тяжа прикрывает нервную цепочку почти по всей длине брюшка. Эта железа была недавно более детально описана Кюэно и мною самим.

Проводя эксперименты над фагоцитарной способностью этой железы у *Scorpio europaeus* L., я заметил уже несколько лет тому назад, что существует еще другая железа, которая обладает тем же свойством абсорбировать твердые вещества и бактерий, введенных в полость тела, как и лимфатическая железа Бланшара.[97]

Действительно, если ввести в полость тела этого скорпиона тушь или порошок кармина, то спустя некоторое время видно, что не только лимфатическая железа Бланшара стала черной или красной в зависимости от введенного вещества, но что еще ту же окраску приняли тяжи, расположенные симметрично по обе стороны тела между лимфатической железой и протоками половых желез. Таким образом, эти два тяжа обладают фагоцитарными свойствами. Я провел эксперименты с бактериями, молоком, спермой хитона и солями железа; во всех случаях я нашел, что эти тяжи обладали способностью к фагоцитозу и абсорбировали бактерий, порошки и вообще все твердые вещества.

Что касается положения этих двух тяжей или желез, которые я назову л и м ф о и д н ы м и в отличие от уже известной лимфатической железы (о некоторых особенностях их

функции я скажу позднее), — то следует отметить, что эти органы своими передними концами соединены с диафрагмой, отделяющей грудную полость от брюшной, а задние концы их свободно плавают в брюшной полости тела. Эти железы имеют различную длину у различных индивидуумов; иногда они более широкие и короткие, иногда более длинные и тонкие; обычно они достигают задней области брюшка.

Эти железы обладают более или менее развитым просветом, иногда это настоящие трубчатые железы, иногда же вся внутренность железы заполнена лейкоцитами или веществами, которые эти железы абсорбировали. В этом случае остается лишь маленькое свободное пространство, сообщающееся с грудной полостью тела. Просвет этих желез, таким образом, сообщается с полостью тела груди. Стенки образованы из клеток, которые начинаются на границе с диафрагмой и продолжаются до конца органа. Эти клетки образуют стенки данных желез, так же как, например, это имеет место в мальпигиевых сосудах насекомых, с той разницей, что здесь они расположены в несколько рядов и что они лимфоидные. т. е. фагоцитарные.[98]

Вещества, которые я вводил, — чернила сепии, кармин, молоко, бактерии, сперматозоиды хитона, — были абсорбированы этими клетками, и их можно видеть в теле клеток рядом с ядром.

Если сделать смесь из соли железа с порошком кармина или с чернилами сепии, то заметна разница в действии между лимфоидными железами и лимфатической железой. В то время как растворимые вещества, т. е. в этом случае соль железа (Ferrum oxydatum saccharatum), абсорбировались лимфоидными железами, порошок кармина или чернила сепии абсорбировались лимфатической железой и при обработке всего препарата сначала железосинеродистым калием, затем хлористоводородной кислотой можно получить препарат, в котором лимфоидные железы оказываются окрашенными в синий цвет (берлинская лазурь), в то время как лимфатическая железа

остается черной или красной в зависимости от цвета употребляемых порошков. Если пользоваться раствором аммиачного кармина, смешанного с чернилами сепии, то видно, что лимфоидные железы абсорбируют раствор аммиачного кармина, а лимфатическая железа воспринимает чернила сепии, так что на препарате первые железы окрашиваются в ярко-красный цвет, а вторые — в черный.[99]

Эти эксперименты, а также многие другие, которые я опишу в статье, снабженной таблицами, приводят меня к выводу, что два типа лимфатических желез скорпиона отличаются между собой физиологически так же, как лимфатические железы позвоночных.

Железа, о которой я говорю в этой статье, была уже известна И. Мюллеру, который ее описал в 1828 г. как слюнную железу.*

---

* Balbiani. Études bactériologiques sur les Artrhropodes. C. r. t. CIII, 1886. [Ссылки в тексте на этого автора Ковалевский не приводит. — *Ред.*].

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ О КЛЕПСИНАХ

За последние десять лет, начиная с классического исследования Бурна (Bourne *), появилась серия исследований о пиявках, так что их анатомия и гистология оказываются хорошо изученными и настало время изучать их с физиологической точки зрения. Я предпринял в этом направлении несколько попыток, и некоторые наблюдения мне кажутся довольно интересными. Я пытался исследовать химические реакции некоторых их органов и тканей, а также определить их фагоцитарные свойства.

Чтобы определить реакции их кишечного канала, я вводил синий лакмус в кишку клепсины при помощи тонкой иглы Праваца. Эта операция легко осуществима: иглой прокалывается один из боков тела и при этом почти всегда или очень часто достигают одного из боковых придатков кишечника; если теперь ввести жидкость, содержащуюся в приборе, то вся средняя кишка [желудок — по Сен-Лу (St. Loup **)] наполняется синей жидкостью и остается только ждать. Через некоторое время мы наблюдаем, что синий лакмус теряет свою окраску, становится прозрачным и, наконец, принимает розовую окраску, указывающую, что средняя кишка имеет кислую реакцию (рис. 1, *im*); весь средний ствол средней кишки, так же как и его шесть кишечных дивертикул, имеют ту же слаборозовую окраску; чтобы убедиться в том, что эта окраска

---

* Alfred Bourne. Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. of micr. Sci., v. XXIV, 1884, p. 419.

** R. Saint-Loup. Recherches sur l'organisation des Hirudinées, Thèses présentées a la Faculté des Sciences de Paris. 1885.

обязана кислотности жидкости, можно погрузить клепсину в слабый раствор аммиака, и тогда вскоре наблюдается, что вся та часть кишечного канала, которая была розовой, становится отчетливого темносинего цвета. Обычно окраска бывает розовой, как это представлено на рисунке, но иногда в некоторых дивертикулах, где, возможно, концентрация лакмуса была более крепкой или кислотность более сильной, видно, что розовая окраска, перешедшая в очень интенсивную красную, если ее рассматривать в проходящем свете, принимает цвет красного вина.

Окраска средней кишки (Chylusmagen — Лейкарта, желудок — Сен-Лу) сохраняется довольно долго после инъекции, но не распространяется дальше, а, напротив, скоро становится заметно, что задняя часть кишечного канала — терминальная кишка (Enddarm — Лейкарта, кишечник — Сен-Лу) оказывается окрашенной в синий цвет (рис. 1, *it*), т. е. лакмус, окрашенный в розовый цвет в средней части кишки, здесь принимает синюю окраску. Это указывает на то, что он встречается с содержимым, обладающим щелочной реакцией.

Эта различная химическая реакция обеих частей кишки, где происходит пищеварение и абсорбция питательных элементов, нам напоминает то, что мы наблюдаем у млекопитающих; в желудке млекопитающих кислая реакция, в кишке щелочная реакция, обусловленная различными веществами, секретируемыми стенками этих частей кишечного канала или придаточными железами.

Задняя часть кишечного канала *cl*, которую Лейкарт называет Mastdarm, а Сен-Лу — терминальной областью, или *клоакой*, снова обладает кислой реакцией, и лакмус снова окрашивается в красный цвет; часто даже наблюдается, что центральная часть экскрементов, которые выходят из передней части, еще окрашена в синий, в то время как их поверхность уже окрашена в красный цвет.

Этот случай я часто наблюдал у насекомых, например у личинок мух; терминальная часть средней кишки непосред-

ственно перед точкой, где открываются мальпигиевы сосуды, является *кислой*, часть кишки, которая следует за мальпигиевым сосудом, — щелочной, а клоака снова обладает кислой реакцией.[100]

Полость тела, целом [Leibeshöhle — Лейкарта и Ока (Oka) *] представляет собою у клепсин систему каналов в форме больших лакун, которые окружают нервную систему, спинной и брюшной сосуды, а также некоторые части кишки, латеральные каналы и серию более или менее тонких капилляров, которые соединяют средние лакуны с боковыми каналами и образуют еще очень густую капиллярную сетку в покровах.

Эта очень сложная система хорошо описана в мемуаре Ока [l. c.], результаты которого я заранее принимаю как известные. Я прилагаю здесь рис. 2, схематический рисунок среза клепсины, на котором представлены система лакун *li*, *ll*, мерцательный, или ресничный, орган — воронка *en* и внутренняя терминальная капсула *cn* нефридий, а также большая брюшная *lv* и спинная *ld* лакуны, окружающие спинной и брюшной сосуды. В середине расположена кишка.

Вся эта система лакун и каналов наполнена жидкостью, так называемой лимфатической, чтобы ее отличить от крови в собственном смысле, которая содержится в кровеносных сосудах клепсин; это различие лимфатической и кровяной жидкости может быть более выявлено очень простым искусственным методом: при инъекции аммиачного кармина кровяная жидкость, содержащаяся в сосудах, довольно интенсивно окрашивается в красный цвет, в то время как жидкость полости тела остается совсем или почти бесцветной; и эта разница, относящаяся к окраске, сохраняется даже и на срезах, — так, на этих последних ясно различается, имеют ли дело со срезом кровеносного сосуда, или со срезом канала

* Asajiro O k a. Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, 1894, S. 79, u. f.

полости тела; это различие в окраске также облегчает распознавание этих сосудов и у живого животного, которое очень хорошо переносит инъекцию аммиачного кармина.

Жидкость, заключенная в полости тела, обладает ясно выраженной щелочной реакцией. Если инъицировать синий лакмус, то он всегда сохраняет свою окраску; если вводить сульфосоединение ализарина, то оно меняет свою оранжевую или желтую окраску на ясно выраженную фиолетовую, что указывает на щелочную реакцию. Жидкость, находящаяся в полости тела, так же как и во всех ее каналах, содержит большое количество лимфатических клеток, которые можно с полным правом назвать *лейкоцитами*; эти клетки, или лейкоциты, совершенно свободны и циркулируют в лимфатическом токе, как это делают лейкоциты полости тела других аннелид; они обладают очень развитой фагоцитарной способностью, и если ввести в полость тела какой-нибудь порошок или бактерий, то эти тела моментально захватываются лейкоцитами. На рис. 5, 6 и 11 мы представляем несколько срезов этих лакун, которые содержат лейкоциты, наполненные чернилом сепии (рис. 5), бациллами сибирской язвы (рис. 6) или *Bac. subtilis* и порошком кармина (рис. 11). Таким образом, эти лейкоциты являются в высокой степени фагоцитарными, как и у других животных; я инъицировал также растворы соли железа, в частности Ferrum saccharatum oxydatum, которая тоже с жадностью была абсорбирована лейкоцитами (рис. 10, *lc*). То, что абсорбированные лейкоцитами вещества перевариваются, легко констатировать при помощи инъекции *Bac. subtilis* или даже бацилл сибирской язвы; в то время как в первые часы после инъекции лейкоциты бывают наполнены бактериями, несколько часов позднее эти бактерии начинают исчезать и спустя 20 часов в теле клепсин почти не остается больше *Bac. subtilis*.

Эти лейкоциты очень многочисленны и, когда они содержат в своих телах черное или красное включение, их очень легко наблюдать: их тогда видно даже через довольно толстые

стенки взрослых клепсин циркулирующими в поверхностных сосудах, столь хорошо показанных Ока; эти лейкоциты являются единственными свободными элементами полости тела, которые циркулируют в лимфе; другие клетки, которые находятся в целоме, напротив, прикреплены к стенкам каналов и отличаются от лейкоцитов своим гораздо большим размером. На рис. 5, 6 и 11 видна разница между этими эпителиальными клетками целома, прикрепленными к стенкам, и свободными клетками или лейкоцитами. Эпителиальные клетки не бывают фагоцитарными, твердые вещества и бактерии никогда ими не абсорбируются. На рис. 5, 6 и 11 мы видим лейкоцитов *lc*, набитых чернилом сепии, порошком кармина и бактериями, в то время как эпителиальные клетки *ac* совершенно лишены этих веществ. Это уже ясно показывает, что они другой физиологической природы и обладают весьма различными свойствами; это различие выявляется еще больше, если ввести в полость тела клепсин синий лакмус. В то время как лейкоциты остаются индифферентными к этому веществу, большие эпителиальные клетки окрашиваются в розовый цвет довольно интенсивно, если учесть слабость окраски лакмуса в розовый цвет в столь минимальном количестве, которое может содержать изолированная клетка. Все эти большие клетки принимают розовую окраску благодаря маленьким крупинкам той же окраски, рассеянным в поверхностном слое их протоплазмы. Таким образом, кроме их формы и величины, они отличаются еще качеством их гранул, которые обладают хорошо выраженной кислотностью и дают нам право назвать эти клетки к и с л ы м и к л е т к а м и.

Таким образом, полость тела, или целом, клепсин, или вообще лакуны содержат два вида клеток — одни настоящие целомические лейкоциты *lc*, другие — фиксированные эпителиальные к и с л ы е клетки *ac*.

Эти два сорта клеток были уже обследованы Бурном и Ока, но даже Ока, указывая их различия и давая довольно подробное описание их структуры и их отношение к различным

красителям (стр. 99), кончает словами: «diese Thatsachen geben der Vermuthung Raum, dass die Substanz dieser Zellen, welche den Kern umgiebt, nicht aus eigentlichen Protoplasma bestehe, sondern irgend ein einem physiologischen Zwecke entsprechendes Umvandlungsproduct des Protoplasma sei».* Следовательно, он хорошо видел их особую природу, но, однако, немного дальше он говорит: «Die Zellen sind ursprünglich alle festsitzend und reissen sich später von der Wandung ab um frei zu werden» ** и дает рисунок (рис. 22), где представлены единообразные клетки и, по моему мнению, клетки того типа, которые мы называем кислыми.

Эти клетки необычайно многочисленны и, если клепсина хорошо инъицирована лакмусом, они придают ей хорошо заметную розовую окраску, однако не очень резкую на срезах, приготовленных обычным методом, т. е. после заключения в парафин. С этой точки зрения другое вещество, а именно аммиачный кармин, который тоже абсорбируется этими клетками, был мне более полезен.

Если, вместо лакмуса, взять аммиачный кармин и инъицировать его в лакунарную систему, то кислые клетки захватывают этот кармин, окрашивают те же грануляции, которые абсорбировали или окрашивались лакмусом, и тогда они становятся не только ясно видимыми даже при просвечивании, но сохраняют на срезах свою интенсивную окраску. Это свойство абсорбировать кармин дало нам возможность более подробно изучить распределение этих клеток в лакунах.

На рис. 2 (схематизированном) мы пытались показать распределение этих клеток; в общем можно сказать, что кислые клетки находятся во всех промежуточных целомических лаку-

---

* [Эти факты позволяют предполагать, что вещество этих клеток, которое окружает ядро, состоит собственно не из протоплазмы, а из некоторого соответствующего физиологическому назначению продукта преобразования протоплазмы. — *Ред.*].

** [Клетки первоначально все плотно прикреплены и позднее, чтобы стать свободными, отрываются от стенок. — *Ред.*].

нах (рис. 2, *li*), или Zwischenlakunen — Ока, т. е. во внутренних лакунах, в тех, которые расположены под толстым слоем продольных мускулов, столь развитых у клепсин, и что они абсолютно отсутствуют в поверхностных лакунах (рис. 2, *lh*), которые Ока называет hypodermale Lakunen — гиподермальные лакуны, и в их соединительных каналах, так же как и в боковых стволах (рис. 2, *ll*). Повсюду их встречают расположенными достаточно беспорядочно; их находят на стенках больших целомических стволов, брюшного и спинного, т. е. стволов, которые окружают нервную систему и брюшной сосуд, так же как и на всех органах, которые в них заключены; на нервных стволах, на спинном сосуде, на воронке нефридий и т. д. они находятся иногда в довольно большом количестве, одни возле других, и образуют настоящий эпителий; обычно они изолированы, как если бы часть этих клеток погибла или разрушилась.

На нашем схематическом рис. 2 видно общее расположение этих клеток, но в деталях их расположение может быть очень различным. На рис. 3 я воспроизвел участок тела клепсины, инъицированной аммиачным кармином. Кислые клетки *ac* представлены в их относительном расположении по отношению к большим желтым клеткам *cj*.

На рис. 4 я воспроизвел часть сегмента клепсины в продольном разрезе; части, где находятся внутренние лакуны *li* и гиподермальные лакуны *lh*, отделены одни от других слоем продольных мускулов. Во внутренних лакунах видны на стенках наши кислые клетки, а внутри довольно большое количество лейкоцитов; гиподермальные лакуны *lh* не содержат кислых клеток, лейкоциты тоже довольно немногочисленны, но иногда их бывает много.

Эти гиподермальные лакуны всегда окружены тремя или четырьмя мышечными волокнами. На нашем срезе мы находим четыре лакуны в одном кольце, обычно их находят только три, но каждая из них окружена тремя мышечными волокнами *fm*. Эти мускулы не образуют стенок лакуны; каждая

лакуна обладает принадлежащими ей стенками, которые видны на рисунке, но мышечные волокна прилегают к этим стенкам и, может быть, играют какую-нибудь роль, способствуя циркуляции лимфы. Как я уже говорил выше, эту циркуляцию легко наблюдать, когда лейкоциты лимфы абсорбировали порошок кармина, тушь или чернила сепии.

Что кислые клетки не участвуют в фагоцитозе, мы легко устанавливаем на рис. 5, 6 и 11, где видно, что только маленькие свободные клетки *lc* обладают этим свойством. Бурн дает им название coelomic epithelium, но это название не совсем точно, потому что имеются также маленькие клетки, которые должны рассматриваться как эпителиальные клетки лакун, но которые имеют свойства свободных клеток или лейкоцитов. Я полагаю, что название, которое я предложил для них — кислые клетки целома — наиболее подходяще и наилучшим образом выражает их характерное свойство.

Что же касается их структуры, то рисунки, приводимые мною, уже дают достаточно полное представление. Рис. 7 представляет собой клетку, видимую с поверхности; снаружи виден светлый слой, а немного глубже множество красных тел, которые окрашены кармином; внутри находится ядро с ядрышком и целой сетью хроматинового вещества. Чтобы дать более точное представление о структуре этих клеток, я даю два рисунка, представляющие собой два среза этих клеток. На рис. 8 мы видим клетку, приложенную всем своим основанием к стенкам целома, а в глубине клетки расположено большое ядро. Протоплазма клетки имеет пенистую структуру (Schaum), как это принимает Бючли (Butschli) для структуры протоплазмы вообще; поверхность клетки состоит из этих продолговатых альвеол, которые образуют поверхностный слой; под этим слоем виден слой, который содержит красные крупинки, занимающий одну треть толщины клетки. Эти красные крупинки имеют самую различную величину — от самых маленьких, которые можно заметить при более сильном увеличении, до капель довольно значи-

тельного размера. Между этим слоем красных крупинок и ядром плазма снова совершенно прозрачна и образована здесь из тех пенистых ячеек, из которых слагается собственно протоплазма: между ячейками находят еще необычайно маленькие гранулы, которые не окрашиваются кармином. Кислые или красные гранулы кажутся расположенными между ячейками пенистого вещества.

Рис. 9 изображает клетку совершенно подобной структуры, но существует разница во взаимном расположении элементов. Я воспроизвожу ее, потому что часто встречаются клетки подобной формы.

Структура ядра и ядрышка, так же как все расположение вещества плазмы, являются точными копиями препаратов.

Твердые вещества — порошок, бактерии и т. д., которые вводятся в целом, абсорбируются не только лейкоцитами, как мы это уже видели, но еще и органами, связанными с нефридиями. Эти органы, которые непосредственно следуют за мерцательной воронкой внутреннего начала нефридий, имеют у пиявок довольно специальную структуру, и их организация и связь с окружающими органами еще не совсем выяснены и даже в тот момент, когда мы пишем, являются объектом достаточно оживленной полемики между учеными, которые ими занимались.

Различные авторы, описавшие эти органы, дают им самые различные названия. Бурн [l. c.], который, как я считаю, первый правильно уловил их общую связь, называет их diverticulum following upon the mouth of the funnel. Больсиус (Bolsius *), который дал очень хорошее и полное описание этих органов, обозначает их под названием cavité annexe ресничатых органов клепсин (*Glossosiphoniidae*), и я полагаю, что только Больсиус был первым, кто настаивал на самостоятельности этих органов, в то время как другие авторы

* H. Bolsius. Anatomie des organes ciliés des Hirudinées du genre des glossiphonides. Ann. Soc. sci. de Bruxelles, t. XVIII, 1894.

рассматривали их как часть нефридиальных трубок без специальной функции. Лейкарт * в своей действительно классической работе о паразитах человека, говоря об интересующих нас органах, дает им название Trichterapparat и пытается показать, что клетки, их образующие, являются нефридиальными клетками. Ока в работе, которую мы уже несколько раз цитировали, называет их Nephridialkapsel (нефридиальные капсулы) — название, которое, нам кажется, наилучшим образом соответствует морфологическому значению этих органов совершенно независимо от вопроса, являются они непосредственным продолжением нефридиальных каналов или нет; мы, следовательно, будем их называть нефридиальными капсулами, и взгляд на рис. 1, 2, 13 даст нам представление об органах, о которых мы говорим. Так как они обладают свойством абсорбировать твердые вещества, которые инъицируются в полость тела, то можно их сделать легко видимыми даже у живого животного, инъицируя окрашенные вещества, как кармин или черный или синий порошок. На рис. 1 мы видим клепсину, получившую порошок кармина, и ее органы ясно различаются как красные точки *cn*. У вида, который мы изобразили на рисунке, имеется 13 пар таких нефридиальных капсул. Они оказываются видимыми даже простым глазом, но видны еще лучше под лупой.

На схематизированном срезе клепсины, рис. 2, инъицированной чернилом сепии, видны эти капсулы, наполненные чернилом, и их мерцательные воронки, открывающиеся в лакуну, где находятся нервная цепочка *ch* и брюшной кровеносный сосуд *v*; на срезе, представленном на рис. 13, мы видим две интересующие нас капсулы, наполненные, так сказать, набитые, кармином, затем мерцательные воронки *en*, открывающиеся в брюшную лакуну. Рис. 12, 14 и 15 показывают капсулы с их мерцательными каналами, которые

---

* Rudolf Leuckart. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I, 5-e Lieferung, 2-e Aufl.

абсорбировали различные вещества. После этого общего обзора расположения нефридиальных капсул мы можем дать более детальное описание наших наблюдений.

Мы уже описали и привели рисунки, на которых мы видим нефридиальные капсулы, содержащие различные вещества, введенные нами в полость тела или целом клепсины. Эти вещества проникают, следовательно, в капсулы, и рис. 12 нам показывает даже путь, по которому происходит это проникновение. Этот рис. 12 представляет собой срез капсулы клепсины, которая за два часа до смерти получила смесь порошка кармина с бульоном, содержащим культуру *Bacillus subtilis*; на рис. 11 воспроизведена часть полости тела с кислыми клетками, которые в этом случае ничего не абсорбировали, и лейкоцитами *lc*, наполненными бациллами и зернами кармина.

В мерцательном канале, который следует за воронкой *en* (рис. 12), видны гранулы кармина и бактерии, которые, очевидно, были увлечены током мерцательных ресничек и скопились внутри капсулы.

Достигнув внутренности капсулы, твердые вещества абсорбируются клетками, и если ввести много черной или красной краски, то вся капсула становится черной или красной и даже не позволяет различить клетки, которые ее образуют. Рис. 12 и 13 относятся к одной серии экспериментов. А именно, я смешал некоторое количество порошка кармина с 24-часовой культурой *Bacillus subtilis* и инъицировал эту смесь нескольким клепсинам. Через два часа после инъекции смеси я поместил клепсину в подкисленную сулему и приготовил срезы обычным способом. Капсулы были битком набиты смесью кармина и бацилл, как это видно на рис. 12. Точно так же лейкоциты целома были наполнены ими (рис. 11). Две другие клепсины, инъицированные той же смесью, были обработаны тем же способом на следующий день, т. е. через 20 часов после инъекции, и на срезах рис. 13 находятся капсулы, наполненные только зернами кармина и в таком количестве, что нельзя

различить клетки; бациллы совершенно исчезли, и не видно даже их остатков.

Позднее я инъицировал кармин в порошке, *Bacillus subtilis* и бактерии сибирской язвы отдельно; в первом случае получались капсулы более или менее красные, в зависимости от количества введенного вещества; в двух следующих, для того чтобы видеть бактерий, пришлось прибегнуть к обычному методу: я готовил срезы и окрашивал бациллы по методу Грама.

Рис. 15 представляет собой срез капсулы через пять часов после инъекции бацилл сибирской язвы в полость тела клепсины; на ней видны бактерии, скопившиеся внутри капсулы; лейкоциты тела тоже в большей или меньшей степени наполнены бациллами (рис. 6); на некоторых препаратах видны бактерии также в самом мерцательном канале. Чтобы обнаружить взаимоотношения бацилл с клетками, надо взять более сильные увеличения, и тогда видно, что бациллы абсорбированы клетками; рис. 16 показывает несколько клеток капсулы через пять часов после инъекции бацилл сибирской язвы, и мы видим, что некоторые клетки содержат несколько и только одна — одну бациллу; бактерии еще совершенно целы, и в том же состоянии их находят в лейкоцитах.

Клепсины абсолютно рефрактерны к сибирской язве и совсем не страдают от *Bacillus subtilis*; если мы возьмем клепсин, которые получили одну из этих бактерий, то через 20 часов после инъекции мы находим бактерий с трудом или в очень малом количестве, но если мы будем их исследовать в последующие часы, то мы найдем их внутри клеток в различных состояниях исчезновения или переваривания; в некоторых случаях их находят также в течение нескольких дней: я даже находил бацилл сибирской язвы через 4—5 дней после инъекции, но всегда их количество было очень мало.

Я предположил, что если бы я содержал клепсин, инъицированных бациллами сибирской язвы, при температуре более благоприятной для развития этих бацилл, то они, может быть,

могли бы размножаться, и поместил клепсин, обработанных таким образом, в температуру термостата (33° С), но, к моему удивлению, уже спустя 16 часов у одной клепсины бактерии исчезли; у другой, которая провела в термостате 20 часов, я нашел, вместо бацилл, зернышки, еще окрашивающиеся по Граму, которые я рассматриваю как остатки бацилл. Рис. 17 их воспроизводит в различных состояниях превращения в гранулы, а позднее обычно от бацилл ничего не остается, они, таким образом, исчезают.

Следовательно, бактерии, которые проникают в нефридиальную капсулу, абсорбируются клетками этих капсул и перевариваются ими. Клетки, которые образуют содержимое капсулы, напоминают по своим размерам и своей структуре лейкоциты полости тела. Г. Больсиус первый указал на это, в то время как г. Лейкарт пытается их сравнить с нефридиальными клетками в собственном смысле. По-моему, эти клетки нисколько не похожи на нефридиальные клетки, и я скорее склонен сравнивать их с лейкоцитами, но этот вопрос может быть решен только эмбриологически.

Жидкие вещества, которые вводят в тело клепсин, обыкновенно не абсорбируются нефридиальными капсулами, за некоторыми исключениями.

Лакмус совершенно не абсорбируется, и я никогда не наблюдал хотя бы даже наиболее слабую окраску этих капсул в синий или розовый цвет.

Индигокармин, который я вводил очень часто, не абсорбируется ни собственно нефридиями, ни капсулами, о которых мы здесь говорим.

Аммиачный кармин тоже сразу не абсорбируется, но спустя некоторое время в капсуле находят большее или меньшее количество красных капелек, расположенных в различных частях капсулы в форме маленьких групп (рис. 14). Откуда берутся эти гранулы, я не могу сказать с уверенностью, но обычно заметно, что в первое время после инъекции аммиачного кармина ни капсулы, ни лейкоциты не содержат

кармина и лишь позднее и те и другие получают его, причем скопление его в лейкоцитах становится все бо́льшим в соответствии с временем, которое прошло с момента инъекции. После 7, 8 и 9 дней почти все лейкоциты бывают полны красными гранулами, и количество кармина в капсулах тоже увеличивается.

Я не могу еще с уверенностью сказать, откуда берется в капсулах этот кармин, но мне казалось, что я видел, как многие кислые клетки, которые абсорбировали кармин, отдавали его лейкоцитам или, может быть, были ими поглощены. Я несколько раз видел кислые клетки, полностью окруженные группами лейкоцитов, причем кислая клетка, которая находилась между этими группами, оказывалась гораздо меньше, чем обычно, а часто на месте этой клетки были заметны несколько лейкоцитов, наполненных красными гранулами.

Я даже видел кислые клетки внутри капсулы, что позволяет предположить, что они отрываются от стенок целомических каналов и увлекаются до мерцательного органа, а затем проникают внутрь капсулы. Кроме упомянутой жидкости, я инъицировал еще Phönicine, но так как эта соль редко бывает чистой и всегда содержит осадки, то, конечно, эти последние накапливались в капсулах и окрашивали кислые клетки также в довольно темный синий цвет. Клетки нефридий, в собственном смысле слова, не принимали никакого участия в экскреции ни индигокармина, ни Phönicine, ни кармина и оставались абсолютно бесцветными.

Соли железа, введенные в полость тела, абсорбируются лейкоцитами, которые наполняются ими в таком количестве, что после превращения абсорбированных веществ в берлинскую лазурь они становятся совершенно синими, а ядро становится невидимым (рис. 10, *lc*); кислые клетки тоже абсорбируют соли железа, и эти последние накапливаются в той же части (рис. 10, *ac*) клетки, где находятся кислые крупинки, но не в самих крупинках; кажется, наоборот, что скопление соли железа находится между кислыми крупинками. Было бы

интересно произвести инъекцию соли железа с аммиачным кармином, это могло бы решить вопрос.

Я также видел несколько раз, что клетки нефридиальной капсулы делились путем кариокинеза; на рис. 18 я изобразил две клетки в состоянии деления, у которых ядро дает кариокинетические фигуры. Этот факт размножения клеток, так же как и переваривание этими клетками абсорбированных веществ, доказывает, что клетки нефридиальной капсулы являются активными и живыми клетками в противоположность мнению г. Арнольда Графа,* который предполагает, что нефридиальная капсула содержит только обломки клеток («Ihr Inhalt besteht aus zu Grunde gehendem Material»). Для сравнения я провел те же исследования над другими пресноводными пиявками и нашел, что нефридиальные капсулы *Nephelis* ** и *Hirudo medicinalis* тоже абсорбируют твердые вещества и бактерий, как это делают те же органы клепсин. Клеток, вполне идентичных кислым клеткам клепсин, я не нашел у этих видов пиявок, но их ботриоидная ткань обнаруживает много сходства по отношению к тем же реактивам. Инъицируя медицинской пиявке синий лакмус, я наблюдал, что центральная часть клеток ботриоидной ткани окрашивалась в розовый цвет. После обработки препарата парами аммиака эта часть становилась синей. Таким образом, я получил подтверждение тому, что эти клетки ботриоидной ткани имеют кислую реакцию. Я вводил потом аммиачный кармин и видел, что клетки ботриоидной ткани окрашивались в розовый цвет. Тогда я приготовил срезы, и рис. 22 показывает нам срез клеток этой ткани у медицинской пиявки, которые абсорбировали аммиачный кармин. Поверхность этих клеток занята большими коричневыми и черными пигментными гранулами *p*, внутренняя часть наполнена красными гранулами кармина *cl*. В клетке с правой

* Arnold Graf. Die Exkretionsorgane von Clepsine und Nephelis (Vorläufige Mitteilung). Anat. Anz., Bd. X, S. 538.

** A. Graf. Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von Nephelis vulgaris. Jenaische Zschr. f. Naturwiss., Bd. XXVIII, 1893.

стороны видно клеточное ядро, которое находится почти на границе пигментированной и кислой части.

Чтобы показать структуру нормальной клетки, я воспроизвожу на рис. 21 срез сосуда, стенки которого образованы клетками ботриоидной ткани; *l* — просвет сосуда, а по обоим бокам — ботриоидные клетки, которые снаружи пигментированы, а внутри совершенно светлые.

Эти клетки также обладают свойством абсорбировать соли железа, как это делают кислые клетки клепсин, и на рис. 20 я привожу часть ботриоидной ткани пиявки, инъицированной солями железа; вся ткань окрашена в сине-зеленый цвет.

Когда я проводил эти исследования над *Hirudo*, я имел в своем распоряжении несколько молодых *Aulastoma*, которым я инъицировал аммиачный кармин и лакмус, и я также наблюдал, что их ботриоидная ткань становилась красной под действием этих двух веществ. На срезах, приготовленных из ботриоидной ткани, я видел, что клетки, которые были окрашены кармином в розовый цвет, не содержали пигмента, но что последний был накоплен в маленьких клетках, которые находились сбоку (рис. 23, *p*).

На рис. 24 я воспроизвел одну из этих клеток *Aulastoma*, увеличенную в 1000 раз; виден пигмент, состоящий из коричневых и черных гранул.

Я провел также опыты с лакмусом и аммиачным кармином над *Nephelis* и на рис. 25 я воспроизвел срез их ботриоидной ткани, образующей стенки сосуда (увеличение 1000). Внутри видно несколько лейкоцитов, абсорбировавших зерна кармина *lc*. Клетки ткани содержат кислые гранулы *c*, окрашенные кармином и придающие розовую окраску всем этим клеткам.

Уже в течение нескольких лет я производил инъекцию порошка кармина и чернил сепии *Euaxes* и наблюдал, что эти вещества абсорбировались частью нефридий; затем я приготовил срезы и нашел, что кармин удерживался расширенной частью нефридий, которая следует за мерцательной воронкой; я констатировал теперь, что бактерии также удерживались

этой частью нефридий. Я передал препараты, относящиеся к *Euaxes*, г. Гвидо Шнейдеру,* который изучает в том же направлении олигохет и уже опубликовал свою статью по этому предмету. В этой статье я воспроизвел рисунок нефридиальной капсулы *Euaxes filirostris* Gr., чтобы показать сходство процесса абсорбции твердого вещества придаточным органом нефридия пиявок и олигохет, но тем не менее я не верю, что это сходство в способе абсорбировать твердые вещества расширенным концом нефридий олигохет и клетками нефридиальной капсулы пиявок могло бы разрешить морфологический вопрос. И, действительно, кажется вполне правдоподобным, что клетки *Euaxes* являются нефридиальными клетками в собственном смысле, в то время как у клепсин они скорее являются лейкоцитами.

Структура ботриоидной ткани пиявок, как мне кажется, имеет некоторое сходство со структурой лимфоидных желез позвоночных, и я решился проделать несколько экспериментов над позвоночными. Я инъицировал кроликам, собакам и морским свинкам те же вещества, что я употреблял для пиявок. Только кролик дал мне некоторые результаты, а именно: аммиачный кармин и соли железа отлагались заметным образом в костном мозгу. Изучая эти красные или синие отложения на поперечных и продольных срезах, я нашел, что окраска зависела от красных или синих гранул, скопившихся в эндотелиальных клетках капиллярных сосудов. Что же касается отложения солей железа, то я сравнил мои препараты с рисунками, которые Коберт ** дает в своих работах Юрьевского фармакологического института над отложениями солей железа и солей серебра в костном мозгу собак и кроликов.

Мои препараты сильно напоминали его рисунки, и так как на моих препаратах я смог констатировать в отношении солей

* G. Schneider. Über phagocytose Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, S. 363.

** K. Kobert. Arbeiten des pharmakologischen Instituts zu Dorat, Bd. IX, pl. II.

железа и аммиачного кармина, что отложения их находились в эндотелии сосудов, то я полагаю, что это должно иметь место и с солями серебра. Так как мы видели, что у пиявок аммиачный кармин и соли железа отлагались в клетках, которые имели кислые грануляции, то мне захотелось испытать кислотность эндотелиальных клеток кролика. Для этого я ввел синий лакмус и после известного времени исследовал костный мозг в свежем состоянии, раздирая куски мозга иголками. Я смог констатировать таким образом розовые тяжи, которые соответствовали капиллярным сосудам; я наблюдал при сильном увеличении под иммерсией розовые грануляции, содержащиеся в клетках. Подвергая эти препараты действию паров аммиака, я видел, как все эти розовые грануляции превратились в синие. Я произвел также эксперимент с чернилом сепии и тоже нашел черные гранулы в эндотелии капиллярных сосудов костного мозга. Это нам, следовательно, показывает, что эндотелиальные клетки капиллярных сосудов в состоянии абсорбировать не только жидкости, но также и твердые тела и что они включают кислые грануляции или крупинки, что доказывает их гландулярные свойства. Я изучал также эндотелий сосудов печени и нашел, что он обладает теми же свойствами, что и эндотелий капиллярных сосудов костного мозга.[101]

Рисунки, которые сопровождают эту статью, выполнены проф. В. Шевяковым, и я прошу его принять мою самую сердечную благодарность.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ТАБЛИЦА I

Рис. 1. *Clepsine complanata*: *im* — средняя кишка, или Chylusmagen Лейкарта, окрашивающая лакмус в красный цвет (кислая реакция); *it* — терминальная кишка, Enddarm Лейкарта. Лакмус, поступающий в заднюю часть, окрашивается в синий цвет (реакция щелочная); *cl* — клоака, или Mastdarm Лейкарта (кислая реакция); *cn* — нефридиальные капсулы. Увел. 4.

Рис. 2. Поперечный схематический срез клепсины: *lv* — брюшная лакуна; *v* — брюшной сосуд; *ld* — спинная лакуна, окружающая спинной сосуд; *ch* — нервная цепочка, *li* — промежуточная лакуна (Zwischenlacunen — Oka); *ll* — боковая лакуна; *lh* — гиподермальная лакуна; *cn* — нефридиальные капсулы, которые абсорбировали чернило сепии; *en* — мерцательная воронка; *ac* — кислые клетки.

Рис. 4. Продольный срез клепсины, инъицированной аммиачным кармином: *lh* — гиподермальные лакуны; *fm* — разрез поперечных мышечных волокон, *li* — промежуточные лакуны, *ac* — кислые клетки промежуточных лакун, *ml* — продольные мускулы. Увел. 220.

ТАБЛИЦА II

Рис. 3. Поперечный срез клепсины через 3 дня после инъекции аммиачного кармина: *m* — мышечный слой; *ac* — кислые клетки, абсорбировавшие кармин; *cj* — желтые клетки. Увел. 100.

Рис. 5. Поперечный срез одной из промежуточных лакун клепсины, которая была инъицирована аммиачным кармином и чернилом сепии: *ac* — кислые клетки, которые абсорбировали аммиачный кармин; *lc* — лейкоциты, абсорбировавшие чернило сепии. Увел. 420.

Рис. 6. Участок (конец) промежуточной лакуны клепсины, которой были проинъицированы бактерии сибирской язвы за 5 часов до консервации: *ac* — кислые клетки; *lc* — два лейкоцита, которые абсорбировали бактерии; увел. 1000.

Рис. 7. Одна кислая клетка клепсины, видимая с поверхности после абсорбции аммиачного кармина. Увел. 1000.

Рис. 8. Срез кислой клетки клепсины после абсорбции аммиачного кармина: *gla* — кислые крупинки. Увел. 1500.

Рис. 9. Срез клетки того же рода, но другой формы. Увел. 1500.

Рис. 10. Часть среза клепсины, инъицированной солью железа: *ac* — кислые клетки, периферия которых окрашена берлинской лазурью в синий цвет; *lc* — лейкоциты, до такой степени наполненные гранулами берлинской лазури, что ядро стало невидимым.

ТАБЛИЦА III

Рис. 11. Участок промежуточной лакуны клепсины, инъицированной бактериями сибирской язвы и порошком кармина: *ac* — кислые клетки, *lc* — лейкоциты, наполненные зернами кармина и бактериями. Увел. 420.

Рис. 12. Срез нефридиальной капсулы клепсины, инъицированной смесью порошка кармина и *Bact. subtilis* через два часа после инъекции: *cn* — капсула, клетки которой содержат гранулы кармина и бактерий, *en* — мерцательная воронка, канал которой содержит кармин и бактерий; *lv* — брюшная лакуна. Увел. 220.

Рис. 13. Срез брюшной области клепсины 20 часов спустя после инъекции смеси порошка кармина с *Bact. subtilis*; бактерии полностью исчезли, и остается только кармин, который заполняет нефридиальные капсулы: *lv* — брюшная лакуна; *cn* — нефридиальные капсулы; *en* — мерцательная воронка; *ch* — нервная цепочка; *v* — брюшной сосуд. Увел. 100.

Рис. 14. Срез нефридиальной капсулы клепсины, инъицированной аммиачным кармином. Увел. 200.

Рис. 15. Срез нефридиальной капсулы клепсины, которая за пять часов до консервации получила инъекцию бактерий сибирской язвы, окрашенный по методу Грама: *en* — мерцательная воронка; *b* — бактерия в медиальной части нефридиальной капсулы. Увел. 220.

Рис. 16. Клетки той же капсулы с одной или несколькими бактериями сибирской язвы внутри. Увел. 1000.

Рис. 17. Клетки капсулы клепсины через 20 часов после инъекции сибирской язвы; бактерии почти полностью переварены, видны лишь синие гранулы. Увел. 1000.

Рис. 18. Срез части нефридиальной капсулы клепсины, в которой видны две клетки *c* и *c'*, ядра которых находятся в стадии кариокинетического деления. Увел. 450.

ТАБЛИЦА IV

Рис. 19. Продольный срез внутреннего начала нефридия, инъицированного порошком кармина: *en* — мерцательная воронка; *lc* — лейкоциты, наполненные зернами кармина; *cn* — расширенная часть неф-

ридиального канала; зерна кармина, которые проникают через мерцательную воронку, абсорбированы нефридиальными клетками; *ds* — диссепимент между двумя сегментами. Увел. 220.

Рис. 20. Ботриоидная ткань медицинской пиявки, инъицированной ferrum saccharatum; клетки этой ткани абсорбировали соль железа. Увел. 220.

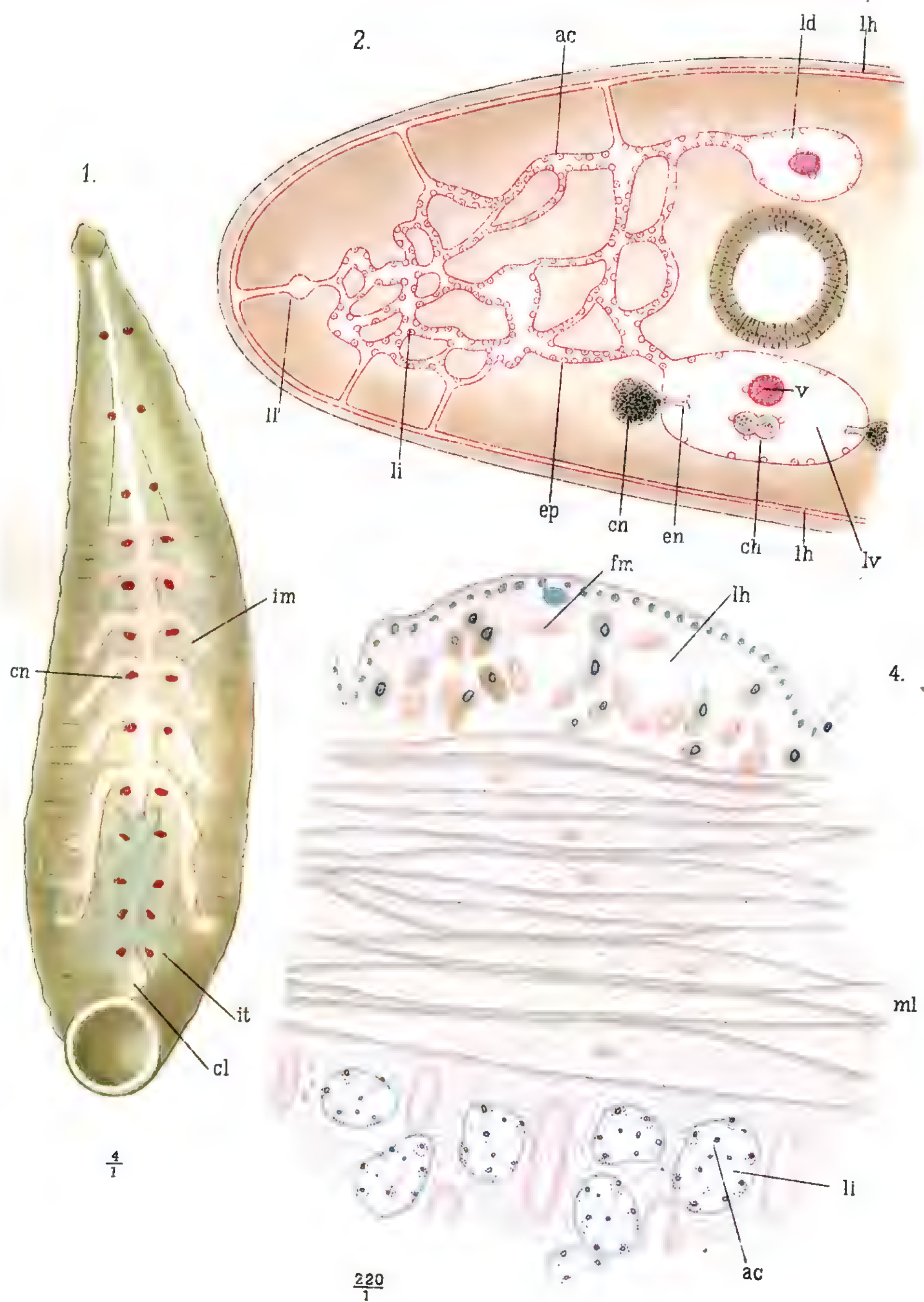
Рис. 21. Клетки той же ткани медицинской пиявки, образующие стенки кровеносного сосуда: *p* — часть клетки, где отложен пигмент; *cl* — светлая, или гранулированная, часть; *n* — ядро; *l* — просвет сосуда. Увел. 1000.

Рис. 22. Клетки той же ткани медицинской пиявки. инъицированной аммиачным кармином, *p* — пигментированная часть клетки; *cl* — внутренняя часть клетки полна гранул, окрашенных аммиачным кармином в красный или лакмусом в розовый цвет.

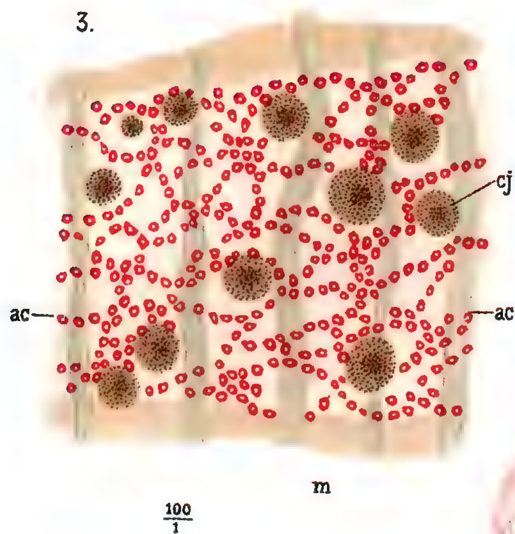
Рис. 23. Ботриоидная ткань *Aulastoma*: *ac* — кислые клетки; *p* — пигментные клетки. Увел. 200 (?).

Рис. 24. Пигментная клетка *Aulastoma*. Увел. 1000.

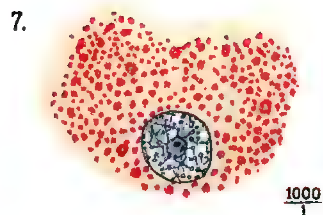
Рис. 25. Срез части ботриоидной ткани молодой *Nephelis*: *ac* — кислые клетки с кислыми гранулами *c*: *lc* — лейкоциты с зернами кармина. Увел. 1000.


1.
im
cn
it
cl
4/1
2.
ac
ld
lh
ll'
li
ep
cn
en
ch
lh
v
lv
fm
lh
4.
ml
li
ac
220/1

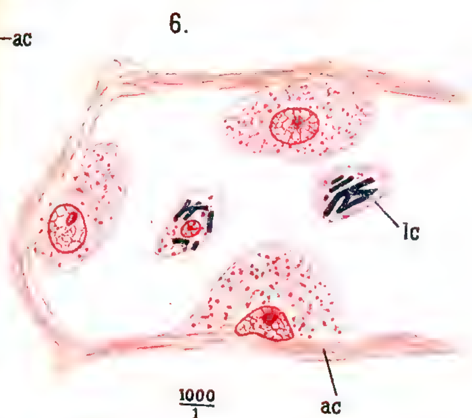
3.


cj
ac
ac
m
100/1

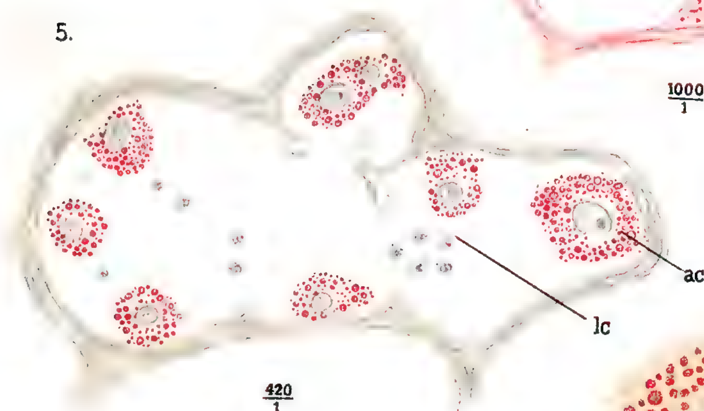
7.


1000/1

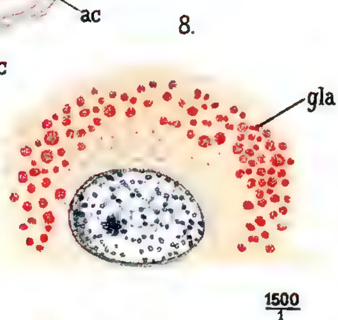
6.


lc
1000/1
ac

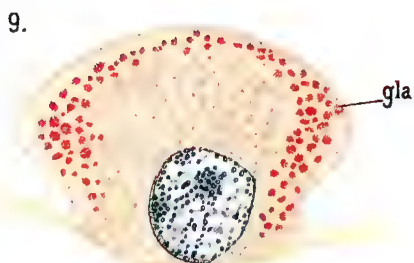
5.


ac
lc
420/1

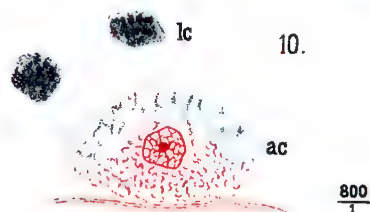
8.

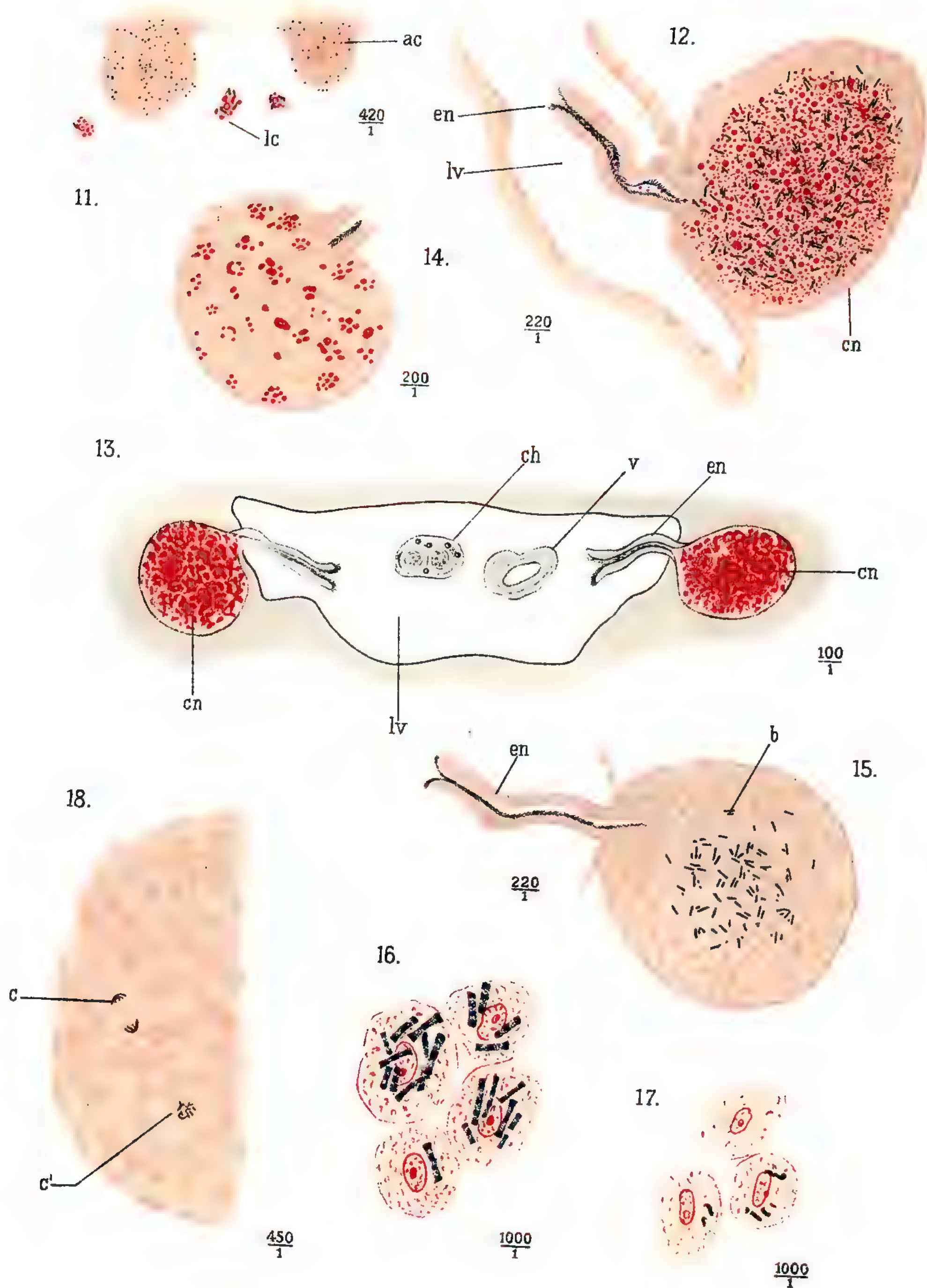

gla
1500/1

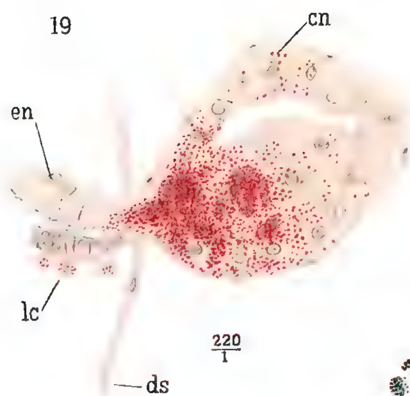
9.

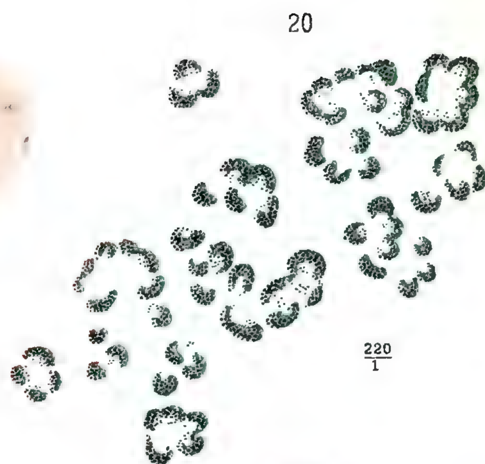

gla

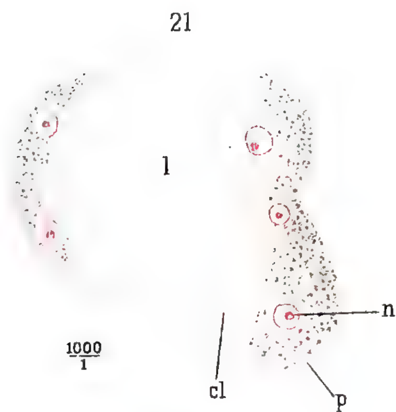
10.

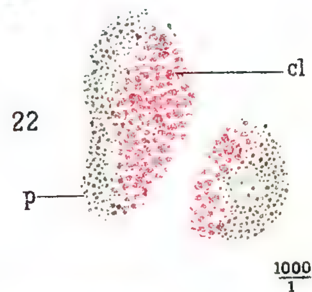

lc
ac
800/1

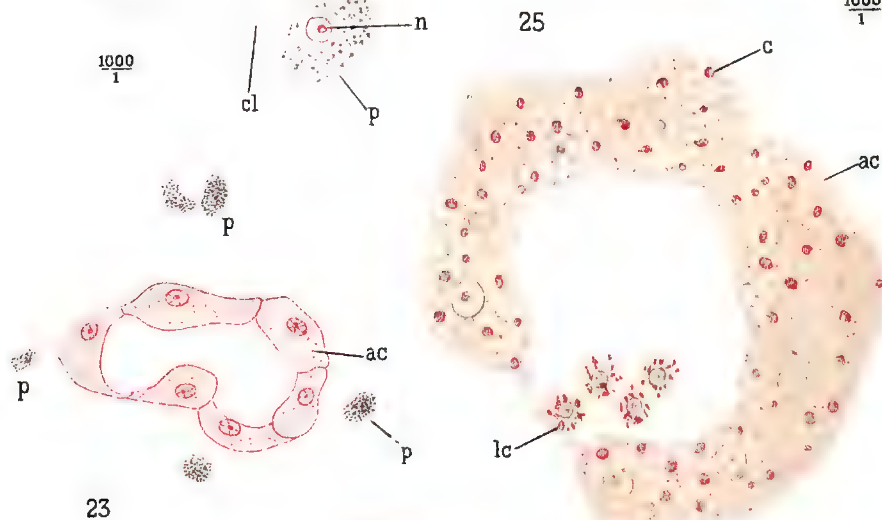

11.
ac
lc
420/1
12.
en
lv
cn
220/1
14.
200/1
13.
ch
v
en
cn
cn
lv
100/1
18.
c
c'
450/1
en
b
15.
220/1
16.
1000/1
17.
1000/1

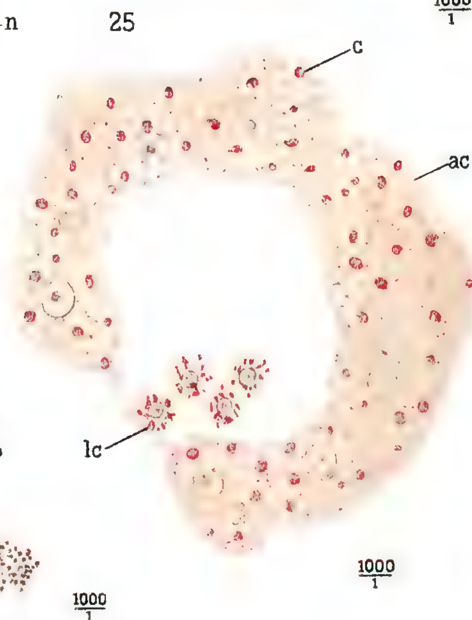

19
cn
en
lc
ds
220/1


20
220/1


21
l
n
cl
p
1000/1


22
cl
p
1000/1


p
ac
p
p
23


25
c
ac
lc
1000/1


24
1000/1

ПОДКОЖНОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ
У *HAEMENTERIA COSTATA* MÜLLER

На заседании 8 мая 1899 г. я сделал в Академии сообщение о *Haementeria costata* Müller, в котором я описал тот странный способ, каким осуществляется копуляция, или осеменение, у этих пиявок, но тогда мне были известны в этом процессе лишь внешние явления без всяких внутренних деталей.[102] Вернувшись в Россию, в июне я получил от профессора П. Меликова более 400 *Haementeria*, которые он собрал для меня, и я, таким образом, имел возможность изучить более близко эту любопытную форму. Я прошу г. П. Меликова принять мою самую сердечную благодарность.

Как я это указывал в моей первой статье, «индивидуумы, которые копулируют, приклеивают сперматофоры к мужским половым отверстиям». Делая продольные и поперечные срезы области, где прикреплен сперматофор, я заметил, что его передний конец прободает стенку тела и проникает в целомическую полость поясковой области непосредственно позади *сперматофорного мешка*, т. е. органа образования этих элементов. Сперма, которая выделяется из сперматофора, также проникает в целомическую полость и представляется в виде белой хлопьевидной массы, которая заполняет все пространство между сперматофорным мешком и маткой.

По мере того как количество спермы в сперматофоре уменьшается, оно увеличивается внутри тела до тех пор, пока вся сперма не перейдет туда. Тогда сперматофор становит ся пустым и отрывается. Таким образом, наблюдается перенос и накопление всей спермы сперматофора в целоме поясковой области.

После установления этого мы попытались с точностью определить 1) место, через которое сперматофор проникает в полость тела, 2) судьбу спермы, которая накапливается в этой области.

Прежде чем ответить на первый вопрос, необходимо сказать несколько слов о расположении мужского полового отверстия. Согласно Ш. Робену (Ch. Robin*), сперматофорный мешок клепсин открывается прямо внутрь. В действительности этот мешок опорожняется в маленький карман, который его сообщает *непрямым путем* с наружной средой. Этот карман, таким образом, обладает двумя отверстиями: одно внутреннее, расположенное на маленьком сосочке (это отверстие сперматофорного мешка Робена), другое внешнее (это мужское половое отверстие). В то время когда сперматофоры обмениваются, их передние концы бывают введены в этот карман и отсюда в точке, расположенной сзади сосочка, на котором находится отверстие сперматофорного мешка, проникают внутрь тела.

Существует ли постоянное отверстие, или стенка мешка, представленная здесь необычайно тонкой перепонкой, прободается в момент осеменения? Мне не удалось решить этот вопрос, но я скорее склоняюсь ко второй гипотезе, которая согласуется с наблюдениями Уитмена (Whitman **) над *Clepsine plana*; наша пиявка представляет собой другую форму того же типа. Опираясь па эту точку зрения, отметим, что мы наблюдали несколько случаев, правда очень редких, где сперматофоры были прикреплены непосредственно к гиподерме.

Таким образом, мы имеем здесь тип гиподермального осеменения, как его описывает Уитмен, с той разницей, что место, где гиподерма дает проход сперме, находится внутри мужского генитального мешка.

---

* Charles Robin. Mémoires sur les spermatophores de quelques Hirudinées, p. 16, Pl. II, fig. 9.

** C. O. Whitman. Spermatophores as a means of hypodermal impregnation. Journ. of Morph., t. IV, p. 378 и сл. Boston.

Теперь нам остается сказать о судьбе сперматозоидов, которые достигли целома. Как только сперматофор бывает прикреплен, сперма начинает вытекать двойным потоком и накапливается в целоме, образуя белую массу, ограниченную спереди сперматофорным мешком, а сзади маткой; нервный ствол с шестым ганглием нервной цепочки, так же как и ниже лежащая часть брюшного сосуда, окружены сперматозоидами, которые, не будучи так сжаты, как в сперматофоре, и потеряв свое обычное расположение пучками, занимают теперь гораздо большее пространство. Почти все отделения целомической полости поясковой области заполнены сперматозоидами а также другими элементами, равным образом происходящими из сперматофора; это клетки, в большинстве случаев двуядерные, которые, повидимому, фагоцитируют сперматозоиды, так как они содержат их внутри по нескольку штук. Эти два сорта элементов сперматофора переходят, следовательно, в целом и, по крайней мере, вначале находятся одни возле других.

Как только сперма начинает проникать в целом, сперматозоиды освобождаются от их соединения в пучки и становятся свободными; следовательно, имеет место значительное увеличение занимаемого ими объема. Свободные, они рассеиваются в целоме, циркулируют в целомических каналах и концентрируются и скопляются в двух родах органов — фагоцитарных органах, или нефридиальных капсулах и в матке. Первые абсорбируют сперматозоиды тем же самым образом, каким, как мы показали, они ведут себя по отношению ко всем чуждым телам, которые проникают в целом (бактерии, инертные порошки). Немного спустя после осеменения сперматозоиды можно найти в каналах мерцательных придатков, затем внутри капсул и позднее в клетках нефридиальных капсул; через три дня они бывают переварены и встречаются лишь одни обломки. Пятнадцать пар нефридиальных капсул абсорбируют всех сперматозоидов, но я всегда находил их в наибольшем числе в передних нефридиальных капсулах. Но, несмотря на большое

количество (тридцать) этих капсул, большинство сперматозоидов находится не здесь, а в матке.

Вид поперечных и продольных срезов матки и хлопьев спермы в целоме наиболее любопытен. От скопления спермы отделяются потоки сперматозоидов, которые постепенно углубляются в толстые стенки матки и пытаются проникнуть внутрь; эти тяжи сперматозоидов, приходящие сюда с периферии, сходятся и встречаются в различных точках стенок матки, где они образуют клубки, которые все более и более увеличиваются, таким образом, что к определенному моменту (12—14 часов после осеменения) эти стенки матки усеяны белыми, округлыми скоплениями, образованными исключительно из сперматозоидов. По мере того как эти скопления увеличиваются, они вызывают истончение стенок, их окружающих. Последние, наконец, прободаются, и они попадают в матку. Она получает, таким образом, массы сперматозоидов, которые в своем большинстве остаются собранными в клубки: только небольшое количество рассеивается в форме свободных нитей. Клубки сперматозоидов и свободные нити из полости матки проникают в яичники, где они циркулируют и увлекаются между овоцитами или зрелыми яйцами. Яйца, которые находятся в овариальных каналах, не совсем свободны: они окружены, кроме их собственной оболочки, слоем клеток, который оказывает, без сомнения, известное сопротивление проникновению сперматозоидов. Я наблюдал *Haementeria* с почти совсем зрелыми яйцами, которые перемещались от одного конца яичника к другому, как орехи, насыпанные в мешок; среди них я находил клубки, еще совсем полные сперматозоидами, свободных сперматозоидов, а также их потоки в стенках матки.

Заканчивая это предварительное сообщение, я полагаю полезным прибавить, что способ осеменения, который я описал у *Haementeria costata*, может рассматриваться как частный случай «гиподермального осеменения» Уитмена; нет никаких сомнений, что у *Clepsine plana*, а также, без сомнения, у многих других пиявок сперматозоиды не проникают в целом, а в боль-

шем или меньшем количестве абсорбируются фагоцитарными органами и перевариваются, как это мы видели у *Haementeria costata*.

Стоило бы, может быть, упомянуть здесь, что осеменение часто сопровождается стерильностью и что сравнительно минимальное количество осемененных индивидуумов достигает полного развития яичников и откладки яиц; наоборот, у большинства яичники совсем не развиваются или, достигнув некоторой зрелости, впадают в дегенерацию и не оплодотворяются. По моим наблюдения, мне кажется, что клубки сперматозоидов, попавшие в матку, часто выбрасываются наружу. Переход сперматозоидов из целома в нефридиальные капсулы и матку оканчивается за 24—36 часов; позднее в области, где была сперма, можно встретить лишь многоядерные клетки (происходящие также из сперматофоров), которые вскоре исчезают.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ОТ РЕДАКЦИИ

Классические исследования А. О. Ковалевского, составившие эпоху в развитии эмбриологии и сравнительной физиологии, до настоящего времени еще недостаточно хорошо известны широким кругам советских биологов. Большинство его работ было опубликовано только в специальных, иногда мало распространенных журналах и притом преимущественно на иностранных языках. Уже давно возникла настоятельная потребность в переиздании основных его произведений. Это хорошо выразил академик Д. К. Заболотный, который еще в 1926 г. писал: «Всему ученому миру известно имя великого биолога А. О. Ковалевского, работы которого не только разрешили многие спорные вопросы естествознания, внесли неопровержимые факты в теорию постепенного развития, но и наметили новые пути и методы для будущих исследователей, создали новые области в науке (эмбриология). Значение его в этом смысле общепризнано и историческая роль его в биологической науке станет еще яснее, когда будут собраны воедино все его многочисленные работы, опубликованные в специальных журналах, и изданы отдельным изданием (разрядка наша. — *Ред.*). Они составляют гордость русской науки и должны стать настольной книгой у всякого биолога» («Природа», 1926, № 7—8, стр. 19).

В дореволюционное время была сделана попытка издания избранных эмбриологических произведений А. О. Ковалевского. В январе 1917 г. журнал «Природа» поместил сообщение

о подготовке к печати избранных работ А. О. Ковалевского по эмбриологии (редакция и предисловие К. Н. Давыдова и С. И. Метальникова).

К сожалению, эта попытка не увенчалась успехом. Не сохранилось даже каких-либо следов проделанной работы. По-видимому, рукопись погибла во время пожара типографии.

Приступая к изданию предлагаемых вниманию читателей избранных работ А. О. Ковалевского, редакция стремилась возможно полнее осветить научную деятельность этого великого русского ученого.

Научное творчество А. О. Ковалевского охватывает ряд областей естествознания. В молодости он опубликовал две работы по органической химии; значительное число работ (34) посвящено сравнительно-эмбриологическим исследованиям, выполненным в первую половину его жизни (последняя эмбриологическая работа опубликована в 1886 г.). Тогда же он издал несколько работ по сравнительной анатомии и зоогеографии, а также описал некоторые новые формы животных (самец бонелии, целоплана и др.). В тесной связи с эмбриологическими работами стоят также исследования по бесполому размножению делением и почкованием у некоторых морских беспозвоночных.

С середины 80-х годов Ковалевский сосредоточил свое внимание на вопросах сравнительной физиологии и патологии. В серии блестящих работ были экспериментально изучены строение и функции выделительных органов беспозвоночных, роль фагоцитоза в перестройке органов в процессе метаморфоза у насекомых и асцидий и, наконец, вопрос о защитной функции фагоцитарных органов беспозвоночных. В это же время он изучил с анатомической и отчасти физиологической стороны ряд открытых им видов моллюсков и сделал интересные биологические наблюдения над процессом оплодотворения у пиявок.

Помимо этого, научное наследство Ковалевского включает много отзывов, рецензий, речей и воспоминаний о выдаю-

щихся деятелях биологии (Дарвин, Кесслер, Лаказ-Дютье). Им написаны учебник зоологии, программа по зоологии и несколько заметок по организационным вопросам научно-исследовательской и преподавательской работы.

Естественно, что при такой многосторонней научной деятельности Ковалевского отобрать небольшое число работ, наиболее полно отражающих основные этапы творчества исследователя, было нелегкой задачей. Редакция включила в это издание статьи Ковалевского, главным образом посвященные сравнительно-эмбриологическим и сравнительно-физиологическим проблемам. Сравнительно-эмбриологическую часть книги редактировал А. Д. Некрасов, сравнительно-физиологическую — Н. М. Артемов.

При выборе работ предпочтение отдавалось статьям, не публиковавшимся на русском языке. В частности, именно из этих соображений в сборник не включена ставшая классической магистерская диссертация Ковалевского («История развития *Amphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lumbricum*»), опубликованная на русском языке в 1865 г. Вместо нее в сборник вошла более поздняя работа, опубликованная в «Мемуарах» отечественной Академии Наук на немецком языке (1867) и содержащая весь материал диссертации, но несколько иначе изложенный и богаче иллюстрированный.

Из работ Ковалевского на русском языке в издание включены только блестящая монография о развитии брахиопод, имеющая особое значение потому, что до сих пор нет таких фундаментальных исследований по эмбриологии этой группы, и небольшая, но чрезвычайно интересная статья о самце бонелии.

К сожалению, мы не смогли дать в этом издании большую и очень интересную статью «Об экскреторных органах наземных членистоногих». Многочисленные рисунки, которыми снабжена эта статья, требуют длительной работы по их реставрации, что намечено осуществить при издании собрания сочинений Ковалевского.

Редакция сочла необходимым включить в издание статью «Экспериментальные исследования лимфатических желез беспозвоночных», в которой Ковалевский ссылается на рисунки указанного выше исследования, ибо отсутствие рисунков не затрудняет понимания текста этой работы.

Тексты работ Ковалевского, опубликованных на русском языке, даются без каких-либо изменений, за исключением исправления очевидных опечаток, вкравшихся в оригиналы. Транскрипция почти всех специальных терминов оставлена без какой-либо модернизации. Например, мы сохранили транскрипцию Ковалевского «бонелия», а не «бонеллия», как теперь обычно пишут название этого животного.

Однако написание некоторых применявшихся Ковалевским терминов и латинских названий животных было изменено в соответствии с принятым в настоящее время (например, «брыжейка» вместо «брызжейка», «Aeolis» вместо «Eolis» и т. п.

В некоторых случаях нам пришлось исправить ссылки Ковалевского на рисунки ввиду явного несоответствия между ссылкой в тексте и подписью под рисунком.

Кроме того, буквенные обозначения, приводимые на некоторых рисунках, либо не соответствуют объяснениям в подписях к рисункам, либо вообще нигде не объяснены. Где было возможно, мы или исправили погрешности прежних изданий, или сделали соответствующие примечания.

В тексте некоторых статей Ковалевского встречаются ссылки на работы, вошедшие в настоящее издание. Для удобства читателя номера страниц и рисунков в этих ссылках даны по нашему изданию. В библиографических сносках ссылки Ковалевского приводятся без изменений.

Редактируя тексты переводов работ Ковалевского с иностранных языков, мы стремились сохранить особенности стиля подлинника и обеспечить наибольшую близость перевода к оригиналу.

Портрет А. О. Ковалевского, воспроизведенный в книге, публикуется впервые. Портрет относится к петербургскому периоду жизни Ковалевского и взят из коллективной фотографии профессоров и студентов-выпускников Петербургского университета, окончивших курс в 1895 г. Он был предоставлен в наше распоряжение покойным академиком Б. Л. Исаченко.

Н. М. Артемов и А. Д. Некрасов.

А. Д. НЕКРАСОВ и Н. М. АРТЕМОВ

АЛЕКСАНДР ОНУФРИЕВИЧ КОВАЛЕВСКИЙ

Александр Онуфриевич Ковалевский родился 7 (19) ноября 1840 г. в семье небогатого помещика, арендовавшего имение «Ворково» в Динабургском (Двинском) уезде Витебской губернии (ныне Латвийская ССР). В этой глухой провинции в эпоху мрачной реакции протекли его детские годы. Мать А. О. умерла в 1854 г., а в 1856 г., вскоре после окончания Крымской войны, отец отправил А. О. в Петербург для обучения в Корпусе путей сообщения.

Таким образом, начало сознательной и самостоятельной жизни А. О. и период формирования его мировоззрения совпали с началом эпохи, имеющей важное значение в истории России и русской науки, — эпохи 60-х годов.

Поражение в Крымской войне, которая «показала гнилость и бессилие крепостной России» (Ленин), способствовало росту революционных настроений. Россия была охвачена мощным демократическим общественным движением, известным под названием движения шестидесятников. Основные кадры этого движения составляла разночинная (не дворянская) интеллигенция и, в частности, учащаяся молодежь. Вождем и идейным вдохновителем революционно-демократического крыла движения 60-х годов был Н. Г. Чернышевский, «великий русский ученый и критик» (Маркс), «один из первых социалистов в России» (Ленин). Политической целью революционно-демократического движения 60-х годов была ликвидация самодержавия и крепостного

права. Шестидесятники исключительно большое значение придавали просвещению народа и популяризации успехов естествознания. Они вели неустанную борьбу за победу целостного материалистического мировоззрения, основанного на новейших достижениях естественных наук. Уже в начале 60-х годов сперва в Петербурге, а затем и в других городах получили большое распространение публичные чтения по основам естественных наук, рассчитанные на широкие круги слушателей. Еще большее значение имело издание популярных книг по естествознанию и материалистической философии. В 60-х годах широкое распространение, особенно среди учащихся, получили русские переводы произведений прогрессивных западных натуралистов, излагавших в популярной форме свои материалистические взгляды. Часть переводов издавалась нелегально (таково, например, очень популярное среди молодежи подпольное литографированное издание книги Бюхнера «Сила и материя», выпущенное московским революционным студенческим кружком; тем же кружком были нелегально изданы переводы сочинений Фейербаха: «Сущность религии» и «Сущность христианства» * и др.).

Эти книги сыграли известную роль в формировании мировоззрения будущих крупных русских ученых. Однако несравненно большее значение имела литературная деятельность вождей революционной демократии А. И. Герцена, Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова, Д. И. Писарева. Такие оригинальные философские произведения, как «Письма об изучении природы» (1845) Герцена и в особенности «Антропологический принцип в философии» (1860) Чернышевского, произведения, в которых создавались славные материалистические традиции передовой русской философской мысли, оказали огромное влияние на молодежь того времени. В них доказывалась необходимость распространения и развития естествознания в России, и они содействовали массовому увлечению естественными науками, которое было так типично для эпохи 60-х годов.

* См. Х. С. Коштоянц. Сеченов, изд. АН СССР, 1941, стр. 8—9.

«В науке, и только в ней одной, — писал Д. И. Писарев в статье «Реалисты», — заключается та сила, которая, независимо от исторических событий, может разбудить общественное мнение. . .». «Пока наука не перестанет быть барской роскошью, пока она не сделается насущным хлебом каждого здорового человека, пока она не проникнет в голову ремесленника, фабричного работника и простого мужика, до тех пор бедность и безнравственность трудящейся массы будет постоянно усиливаться. . . Есть в человечестве только одно зло — невежество; против этого зла есть только одно лекарство — наука; но это лекарство надо принимать не гомеопатическими дозами, а ведрами и сороковыми бочками».

Для нас наивность этих взглядов сейчас очевидна, но в то время призыв к овладению наукой и распространению научных знаний в народе оказал огромное влияние на те слои общества, которые давали кадры для демократического движения 60-х годов.

Эти мысли нашли горячий отклик среди передовой молодежи, которая горела желанием служить народу. Естествознание в 60-х годах стало оружием в острой политической борьбе. Политике царского правительства, которое в интересах помещиков-крепостников стремилось держать народные массы в темноте и невежестве, демократы-шестидесятники противопоставляли требование просвещения, развития в России науки и широкой популяризации естествознания.

Все стороны жизни и быта подверглись критике демократического лагеря, жизнь развивалась совсем иными, более быстрыми темпами.

«Люди и идеи росли очень скоро, в год совершалось столько дел и событий, сколько в другие времена не совершится и в 10—20 лет», — писал известный шестидесятник Шелгунов.*

* Н. В. Шелгунов. Воспоминания. М.—П., 1923, стр. 82.

Субъективно молодежь 60-х годов воспринимала подъем общественного движения как зарю лучшей жизни, где будут царствовать «любовь, знание и труд» (Писарев).

«Поколение, для которого начало его сознательного существования совпало с тем, что принято называть шестидесятыми годами, — писал Тимирязев, — было, без сомнения, счастливейшим из когда-либо нарождавшихся на Руси. Весна его личной жизни совпала с тем дуновением общей весны, которое пронеслось из края в край страны, пробуждая от умственного окоченения и спячки, сковывавших ее более четверти столетия». *

В такой обстановке, в Петербурге, центре русской общественной жизни, в окружении революционно-демократической молодежи рос и воспитывался молодой Ковалевский. Естественно, он испытал на себе влияние передовых общественных идей 60-х годов, и его, как и многих других, захватила волна увлечения естествознанием. В 1859 г. он оставил, вопреки желанию отца, Корпус путей сообщения и поступил вольнослушателем на естественное отделение физико-математического факультета Петербургского университета.

Однако и естественное отделение университета не удовлетворило А. О. Правда, ботаник Ценковский возбудил в нем стремление к научной исследовательской работе, но постановка лабораторий в университете оставляла желать лучшего.

В Александровском лицее образовался тогда кружок любителей положительного знания, и с некоторыми из членов кружка стал дружить и Ковалевский. Видя трудности лабораторной работы в Петербурге, Ковалевский решил последовать примеру лицеистов и отправился за границу, в Гейдельберг, где поселился вместе со своими друзьями, бывшими лицеистами Ножиным и Стуартом. Кова-

* См. блестящий очерк К. А. Тимирязева «Развитие естествознания в России в эпоху шестидесятых годов». Соч., т. VIII, 1939, стр. 139.

левский начал работать по органической химии в лаборатории приват-доцента Л. Кариуса и сделал у него две небольшие работы.*

А. О. Ковалевский недолго работал в области химии. Он перешел к зоологу Бронну (1800—1862), захваченный дарвинистическим движением. Известно, что Бронн в 1857 г. получил премию от французской академии наук за сочинение «Исследования о законах развития мира во время образования поверхности нашей земли». Согласно Бронну, все последовательные изменения в населении земли происходили через вымирание старых видов и последовательное сотворение новых, что продолжалось н е п р е р ы в н о и не было ограничено определенными периодами творения, хотя геологические события, может быть, там или здесь производили одновременное уничтожение большего или меньшего числа видов.

Сама по себе идея о непрерывном сотворении новых видов не была новостью в биологической литературе. Уже Ляйель во втором томе «Основ геологии» проводил эту мысль. Во всяком случае естественно, что Бронн один из первых в Германии оценил «Происхождение видов» Дарвина и перевел его на немецкий язык. Однако Бронн до конца своих дней остался в сущности на антидарвинистических позициях, отрицая роль естественного отбора как основного фактора эволюции.** Поэтому о его идейном влиянии на Ковалевского, который уже в первых своих работах проявил себя последовательным дарвинистом, вряд ли можно говорить. В эту эпоху Ковалевский с окружавшей его молодежью, по словам И. И. Мечникова, «усердно

---

* Мечников в своей статье о Ковалевском («Вестник Европы», 1902) указал, что первые химические работы А. О. Ковалевского «вышли из школы Бунзена». Из самого текста этих работ видно, что они были выполнены Ковалевским у Людвига Кариуса (1829—1875), а имя Бунзена в них не упоминается вовсе.

** См. примечания И. И. Ежикова (4, 5) в книге «Ф. Мюллер и Э. Геккель. Основной биогенетический закон». Изд. АН СССР, М.—Л., 1940, стр. 282—283.



АЛЕКСАНДР ОНУФРИЕВИЧ
КОВАЛЕВСКИЙ

вскрывал основы новой теории видов и с нетерпением стремился применить ее к миру низших организмов». У Бронна Ковалевский зато мог познакомиться с большим фактическим материалом по зоологии. Известие о переходе Ковалевского от химии к зоологии имеется в переписке Менделеева. Олевинский писал Менделееву: «Ковалевский перешел окончательно к зоологии и вместе с Якоби, Бакстом и Веселицким преусердно препарирует у Пагенштехера моллюсков».* Упоминание о Пагенштехере вдвойне интересно. Пагенштехер совместно с Лейкартом занимался ланцетником и его поздними стадиями развития. Мы увидим, что первая большая эмбриологическая работа Ковалевского будет над ланцетником. Возможно, что выбор этого объекта был сделан Ковалевским еще в Гейдельберге. Итак, А. О. Ковалевский стал зоологом.

Однако Ковалевскому необходимо было оформить свое положение. Он вернулся в 1862 г. в Петербург, выдержал экзамен на кандидата естественных наук и представил кандидатскую работу, которая тогда требовалась. Ковалевский выбрал для нее зоологическую тему — анатомию очень распространенного в Финском заливе равноногого рачка *Idothea*.** Исполнив эту формальность, Ковалевский вновь поехал за границу. На этот раз он стал работать, совершенствуясь в технике микроскопического исследования у Лейдига в Тюбингене. Лейдиг, один из прилежнейших учеников И. Мюллера, изучил микроскопическое строение тканей и органов не только позвоночных, но и множества беспозвоночных и издал в 1857 г. обширный учебник гистологии. Повидимому, уже раньше у Ковалевского наметился план будущих работ, для которых необходимо

* См. Младенцев и Тищенко. Дмитрий Иванович Менделеев, его жизнь и деятельность. 1938, т. I, стр. 175, прим. 2.

** Об этой работе см. В. А. Догель. А. О. Ковалевский. Изд. АН СССР, 1945, стр. 12—13. Догель справедливо отмечает, что уже в этой студенческой работе Ковалевский применил метод инъекции, сыгравший столь важную роль в его физиологических исследованиях выделительной системы беспозвоночных.

было знание новейшей техники микроскопического исследования.

По мнению Мечникова, сильное влияние на Ковалевского оказала вышедшая в 1864 г. книга «За Дарвина» Фрица Мюллера.

Ближайший друг и сожитель Ковалевского в Гейдельберге, Ножин перевел ее на русский язык вскоре же после ее появления. Фриц Мюллер применил учение Дарвина к сравнительной эмбриологии. В этой книге он постарался осуществить предсказание Дарвина, что «эмбриология раскроет нам нередко темное для нас строение прототипов каждого большого класса» * на конкретном примере ракообразных, развитие которых он исследовал. Знакомство с этой работой определило эмбриологическое направление самостоятельной работы Ковалевского, для выполнения которой он решил отправиться в Неаполь.

Возможно, однако, что Ковалевский самостоятельно, еще до знакомства с книгой Мюллера, разработал план своих эмбриологических работ, в основе которых в качестве руководящей идеи лежало представление об единстве органического мира. И. И. Мечников, сообщая известному английскому зоологу Рей-Ланкестеру материалы для биографии Ковалевского, подчеркнул, что А. О. отправился в Неаполь (летом 1864 г.) с детально и окончательно разработанным планом исследований. Весной 1864 г. Ковалевский жил в Петербурге у своего брата Владимира, устраивая свои материальные дела и готовясь к отъезду. Поэтому знакомство с книгой Фрица Мюллера, вышедшей в Лейпциге в том же году, до отъезда А. О. в Неаполь, мало вероятно. Скорее он познакомился с ней, уже начав свои работы в Неаполе, где жил вместе с переводчиком Ф. Мюллера Ножиным. Отсюда не лишено основания предположение, что Ковалевский само-

---

* См. Дарвин. Соч., т. III. «Происхождение видов», гл. XV, стр. 664. Изд. АН СССР, 1939.

стоятельно пришел к выводу о необходимости сравнительного исследования истории развития животных для обоснования дарвинизма. Вряд ли был прав В. А. Догель, приписывая такое большое значение влиянию Бэра на Ковалевского в выборе последним эмбриологии как предмета своих первых работ.*

Каково же было положение эмбриологии в это время и какие задачи мог поставить себе А. О. Ковалевский? С тех пор как в первой половине XIX в. благодаря трудам Меккеля и Бэра теория эпигенеза окончательно восторжествовала над теорией преформации, и Бэр стал рассматривать эмбриональное развитие как развитие сложного организма из простого зачатка, как переход из гомогенного в гетерогенное, — перед эмбриологами открылась задача проследить шаг за шагом эти усложнения, установить стадии развития, начиная с самых начальных первых усложнений, начиная с тех зачатков, из которых уже будут развиваться системы органов и самые органы. При этом надлежало отметить сходства и различия при развитии разных групп животного царства. Правда, еще Гарвей пытался провести параллель между развитием цыпленка и косули, но он еще не мог видеть хорошо начальных стадий. Он еще не видал тех «листов, свертывающихся в трубки», на которые обратил внимание в XVIII в. первый эпигенетик — Каспар Фридрих Вольф.

Исследуя стадии развития позвоночных, Меккель сформулировал свой «закон сходства», по которому развитие отдельного организма совершается в том же порядке, что и развитие всего ряда животных, т. е. высшее животное, по его мнению, в главных чертах своего развития проходит ниже его стоящие ступени. Личинка амфибий дышит сперва наружными, потом внутренними жабрами, которые в свою очередь

* См. «Советская книга», 1946, 6—7. Рецензия А. Д. Некрасова на книгу В. А. Догеля «А. О. Ковалевский», стр. 53—55.

исчезают, заменяясь легкими. Такую смену Меккель рассматривал как смену стадий — червя, рыбы и амфибии. Мысль Меккеля здесь очень близка к «биогенетическому закону» Геккеля.

Но гораздо бо́льшим распространением и влиянием пользовались идеи другого крупного эмбриолога — Бэра. В своей «Истории развития животных» Бэр уделил много места наблюдениям и размышлениям над историей развития. Особенно замечателен «пятый схолий» к истории развития цыпленка в яйце. В четвертом королларии к этому пятому схолию Бэр сделал попытку классифицировать животных на основании их эмбрионального развития. Это привело его к признанию четырех групп развития, совпадающих с четырьмя типами строения животных Кювье.

Позвоночным Кювье соответствует двойное симметричное развитие (evolutio bigemina) К. Бэра, в котором зародышевые листы образуют две главные трубки; членистым Кювье соответствует одноосное симметричное развитие (evolutio gemina): моллюскам или животным массивного типа — извитой тип развития (evolutio contorta) и лучистым животным периферического типа — радиальный тип развития (evolutio radiata).

Обобщение это, несомненно, очень широкое. Однако нельзя, как это делают некоторые биологи, считать Бэра основателем сравнительной эмбриологии. Это совершенно ясно даже из оценки самим Бэром своего обобщения (в том же королларии). «Если бы мы знали способ развития различных животных форм, — говорит он, — то естественным ходом исследования было бы установить в развитии различные схемы образования и на основании этого признать и различные типы организации. К сожалению, однако, наши сведения об этом стоят еще на очень низкой стадии развития, почему нам и приходится устанавливать предварительные типы на основании строения взрослых форм, чтобы за-

тем уже выяснить вопрос о различии в их способах развития» (подчеркнуто нами. — *Авторы*).

Действительно, история развития была довольно хорошо исследована лишь у позвоночных и до некоторой степени у членистых, но развитие моллюсков и лучистых (кишечнополостных и иглокожих) почти не было изучено. К. Бэр говорил в королларии, что история развития животных массивного типа, т. е. моллюсков, «настолько трудна, что мы почти ничего не знаем об их способе развития». Повидимому, самому Бэру удалось видеть лишь развитие кишки, в центральной части которой он видел желток и закручивание задней кишки. Отсюда у него определение типа развития моллюсков — «извитой тип». Относительно же морских звезд Бэр был уверен, что они лучисты на «самых мелких» стадиях развития, что было абсолютно неверно.

Таким образом, у Бэра классификация типов развития по существу не есть результат сравнительно-эмбриологического исследования, но скорее дедукция из изучения взрослых форм и следствие чисто априорного рассуждения: «Схема развития есть образующийся тип, а тип не что иное, как результат схемы образования».

Известно, что и Кювье и Бэр рассматривали типы как изолированные друг от друга, не признавая переходов между ними. Но не нужно думать, что это отсутствие переходов Бэр распространял на все стадии развития. Известна также его другая идея, что во время эмбрионального развития сперва появляются признаки вообще животного, потом признаки типа, потом класса, отряда и т. д. Следовательно, сходство между всеми животными должно быть на самых ранних стадиях развития. «У всех животных, имеющих в более раннее время зачаток и желток, — говорит Бэр, — зачаток разделяется на несколько слоев: обращенный к желтку слой является пластическим, воспринимающим, а отделенный от него слой — анимальным, причем самая наружная часть его становится пограничным органом и покрывается выделяемым им уже неживым

слоем». Таким образом, Бэр считает общим то, что мы называем закладкой зародышевых листов. Однако Бэр подтверждает свое учение о зародышевых листах главным образом на позвоночных и лишь немного на членистых; он почти не касается двух других типов животного царства; поэтому мы никак не можем назвать Бэра основателем сравнительной эмбриологии всего животного царства, так как для низших типов в его время почти не было материала для сравнения. То же можно сказать и в отношении эмбриологической классификации Кёлликера (1844).

Правда, некоторые натуралисты старались приложить и к беспозвоночным идею Бэра о двух зародышевых листах. Так, Гегенбаур в эмбриональном развитии сагитты нашел два слоя клеток, которые он отожествил с зародышевыми слоями позвоночных, а Гёксли и Кёлликер находили также два слоя клеток в колоколе у медузы и у гидроидных полипов, но все это были отдельные наблюдения и высказывания, часто не разделявшиеся другими исследователями.

Этим наблюдениям противопоставлялись другие. Так, тот же Кёлликер при изучении развития головоногих не находил возможным провести параллель между зародышевыми листами позвоночных и различными эмбриональными зачатками этих моллюсков, а Вейсман, исследуя историю развития двукрылых, решительно отрицал приложимость учения о зародышевых листах у позвоночных к насекомым. И хотя по эмбриологии беспозвоночных начали появляться работы, но они ограничивались в большинстве случаев изучением чередования поколений и внешними признаками эмбрионов. Внутреннее же развитие почти совсем не было затронуто. Таково было состояние эмбриологии, когда А. О. Ковалевский приступил к работе.

Перед Ковалевским, как нам кажется, довольно ясно наметился план его работ. Дарвиновская теория говорила об эволюции форм, о генетической связи между всеми группами животного царства. Определить эти связи, наметить генеалогию групп животных представлялось крайне интересной задачей.

Необходимо было тщательно и возможно широко исследовать эмбриологию беспозвоночных, особенно историю развития примитивных и переходных форм или форм, спорных по своему систематическому положению. Среди позвоночных наиболее интересной представлялась работа по истории развития ланцетника, которого тогда рассматривали как низшую форму рыб, как низшую форму позвоночных животных.*

Ковалевский горячо принялся в Неаполе за работу. Сразу же обнаружились и его особые качества как исследователя. Это были огромная тщательность, широкий размах, широкий охват предмета (он одновременно ведет наблюдения за развитием многих форм), продуманность методики, необычайная настойчивость, не отступающая ни перед какими неудачами.

И. И. Мечников, уже раньше прослышавший о Ковалевском, как о чрезвычайно талантливом молодом натуралисте, и стремившийся познакомиться с ним (Мечников был моложе его на четыре года), получил весной 1865 г. длинное письмо от Ковалевского из Неаполя. Ковалевский сжато перечислял ряд открытий, сделанных им в Неаполе над развитием многих животных. «И на первом месте, — говорит Мечников, — стоял факт, что у ланцетника, *Amphioxus*, из яиц вылупились личинки, покрытые ресничками и с виду более всего похожие на личинок столь низких животных, как медузы, морские звезды и пр. Я тотчас же сообщил это изумительное и неожиданное открытие Лейкарту (в лаборатории которого Мечников в это время работал. — *Авторы*), и тот сразу оценил все его значение. Обстоятельное содержание письма и точность изложения не оставляли ни малейшего сомнения в истинности всего, что сообщал Ковалевский».

---

* Первое наружное описание ланцетника было сделано Палласом в 1774 г.; Коста (1834), исследовав его живым, отнес его к круглоротым; Иоганн Мюллер отнес его в особый подкласс рыб (1856), а Бонапарт (1856) — в особый класс позвоночных. Большинство же считало ланцетника низшей рыбой.

Мечников, пораженный успехами Ковалевского, не выдержал и несколько месяцев спустя после получения письма направился тоже в Неаполь.

Мечников увидел А. О. Ковалевского здесь впервые. Вот как он описывает его наружность: «Небольшого роста, но с большой красивой головой, казавшейся еще больше вследствие огромной русой окладистой бороды, Ковалевский всего более поражал своими светлыми, приветливыми и замечательно добрыми глазами». Ковалевский с раннего утра отправлялся вместе с рыбаком на экскурсию. Тщательно перебирал материал и затем садился за исследования, которые прерывал лишь для краткого обеда в дешевом ресторане. Средства у него все вышли, но бросать начатое дело он не мог. По словам Мечникова, он продал несколько рубах, чтобы достать немного денег.

На первом месте у него в это время стояла работа с ланцетником. Однако находить ланцетника в Неаполе было трудно, не менее трудно было получить эмбриологический материал. Ланцетники сперва упорно не откладывали яиц. «С декабря по май, — пишет Ковалевский в своей диссертации, — я велел приносить их к себе каждые три недели. Все было напрасно. Однако дело объяснялось просто. Ланцетники кладут яйца только летом».

Лишь 18 мая, уже поздно вечером, Ковалевскому удалось найти на дне банки, где были ланцетники, несколько мелких плавающих зернышек, которые и оказались давно ожидаемой икрой ланцетника. Ковалевский не спал всю ночь, и тут-то его глазам представилась изумительная картина. Яйцо, раздробившись на множество клеток, превратилось в пузырек, одна половина которого углубилась в другую. Верхний слой покрылся ресничками, и зародыш, закружившись внутри оболочки и прорвав последнюю, выплыл в виде овальной личинки. Ничего подобного не было известно ни об одном из зародышей позвоночных животных. Но замечательно, что вытянувшаяся овальная личинка, стенка которой состояла

из двух слоев клеток, далее начинала развиваться по типу, характерному для позвоночных.

Помимо ланцетника, Ковалевский производил наблюдения над развитием ряда других животных. Он старался держать различных морских животных в банках и добиваться, чтобы они у него размножались. По отношению ко многим морским, а особенно к прозрачным планктонным животным это был новый метод, так как раньше ограничивались случайным выловом яиц и личинок из моря мюллеровской сеткой. В первый же год пребывания в Неаполе Ковалевскому удалось проследить развитие различных гребневиков и голотурий. Он занимался эмбриологией и анатомией ресничных червей, моллюсков, ракообразных, *Balanoglossus* и других форм. Таким образом, у него в ходу было много работ сразу.

Эти работы Ковалевский прервал только, чтобы сдать в Петербурге магистерские экзамены и защитить магистерскую диссертацию. Эта диссертация не была похожа на те толстые, снабженные часто огромной литературой и длинными общими рассуждениями диссертации, которые позднее считались необходимыми для молодых диссертантов. Нет, это была тощая, вероятно изданная самим автором или, может быть, его братом брошюрка с довольно бледными рисунками, под заглавием «История развития *Amphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lumbricum*». Главные результаты работы были изложены в форме следующих тезисов: 1) Полная сегментация; 2) Одинаковое участие всех сегментационных шаров в образовании зародыша; 3) Образование пищеварительного канала прямым углублением общего зародышевого зачатка (то, что мы сейчас называем «инвагинационной гаструлой»); 4) Переход сегментационной, или бэровской, полости в полость тела (понятие вторичной полости тела было развито позднее И. И. Мечниковым); 5) Зародыш покрывается ресничками и плавает свободно; 6) Образование нервной системы происходит таким же образом, как у всех позвоночных; 7) Образование жаберных щелей происходит слиянием общих покровов тела и стенки передней

части пищеварительного канала и образованием отверстий на местах слияния; 8) Оболочка, замыкающая жаберную камеру снизу, образуется из сильно развившейся складки кожи, сросшейся на нижней стороне тела; 9) Жаберная полость не имеет ничего общего с полостью тела.

Рассуждений в диссертации сравнительно мало, и Ковалевский почти не выходит из рамок фактов, открытых им на ланцетнике. Он лишь слегка проводит параллель с развитием миноги и амфибий, указывая, что большое количество желтка в яйцах этих позвоночных затрудняет сравнение. Он полемизирует кратко с Ратке и И. Мюллером, ошибочно считавшими жаберную полость ланцетника за полость тела. Он возражает Катрфажу, утверждавшему, что ланцетник представляет собою остановку развития высшей формы, и Кёлликеру, рассматривавшему, повидимому, ланцетника как низшую форму, сделавшую под влиянием каких-либо обстоятельств сразу скачок по направлению к высшим животным. Но все это небольшие беглые заметки: ни мнения указанных ученых не приведены полностью, ни возражения против них не развиты подробно.

По словам эмбриолога К. Н. Давыдова, на защите этой диссертации, помимо официальных оппонентов, выступил молодой И. И. Мечников, заявивший, что наблюдения А. О. Ковалевского стоят в полном противоречии с данными эмбриологии, известными до тех пор.*

---

* См. С. N. D a w y d o f f. Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés, 1928, стр. 899—900. Указав, что констатирование у прототипа позвоночных, *Amphioxus*, и беспозвоночных, как *Sagitta*, общего плана развития было уже настоящей революцией, Давыдов продолжает: «Даже описание процесса инвагинации было принято (на диссертации) с большим скептицизмом. Никто не хотел верить. И, как мне рассказывал сам А. О. Ковалевский, в день защиты его диссертации один оппонент публично заявил: «Все это — одно недоразумение, — и прибавил, — никогда ни у одного животного первичный кишечник не образуется таким странным образом». Оппонентом этим был Мечников. А через несколько лет он станет помогать Ковалевскому основывать современную эмбриологию».

Настойчивость, с которой Ковалевский стремился исследовать историю развития ланцетника, всецело оправдалась результатами. Зародыши ланцетника оказались такими прозрачными, что на живом объекте можно было легко проследить все последовательные стадии: дробление яйца, бластулу, образование гаструлы посредством инвагинации, зародышевых листов и органов из зародышевых листов. Ввиду малого числа клеток развивающегося ланцетника непрерывный ход развития начальных стадий у этого животного оказался гораздо доступнее для изучения, чем у позвоночных. «Строение зародыша *Amphioxus*, — говорит Ковалевский в своей диссертации, — до того ясно и просто, все так понятно, что хотелось, пользуясь этой руководящей нитью, объяснить соответствующую стадию миноги, а затем и других рыб». В этом Ковалевский был безусловно прав. Так, инвагинационная гаструла была открыта у амфибий еще Рускони (1826) и Ремаком (1850), а у миноги Шульце (1855), но значение ее для образования зародышевых листов мало кто понимал, пока не появилась работа Ковалевского по истории развития ланцетника, где «все ясно, просто и понятно».

Большую ошибку поэтому делают биологи, которые ограничивают заслугу Ковалевского тем, что он только распространил теорию зародышевых листов Бэра с позвоночных на беспозвоночных. Нет, он, кроме того, обогатил эмбриологию поистине революционными фактами, впервые полученными им при изучении развития ланцетника. Это были факты (гораздо более ясные и типичные, чем у позвоночных) о начальных стадиях развития и о происхождении зародышевых листов. Учение о зародышевых листах далее стало уже излагаться в свете открытий Ковалевского, а не Бэра.

Защитив диссертацию и собрав кое-какие средства, Ковалевский вновь поспешил к морю, в Мессину и Неаполь, сдав некоторые из своих работ для напечатания в «Мемуары» Академии Наук. В 1866 г. вышли в свет следующие четыре его работы:

«Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Loxosoma neapolitanum»; «Anatomie des Balanoglossus»; «Entwickelungsgeschichte der Rippenquallen»; «Entwickelungsgeschichte der einfacher Ascidien».

Во всех этих работах Ковалевский рассматривал анатомию и историю развития таких групп животных, положение которых в системе было весьма спорным.

В первой из работ об анатомии и развитии *Loxosoma* Ковалевский, со свойственной ему проницательностью говорит: «Животное удивительной формы, и если тоже относится к *Bryozoa* (мшанкам), то во всяком случае по отношению к ним занимает совершенно самостоятельное место и должно считаться представителем, по крайней мере, нового семейства». Дальнейшие исследования вполне оправдали этот взгляд. Нитше установил для *Loxosoma* и *Pedicellina* подкласс *Entoprocta*, а в настоящее время многие (Кори, у нас — Абрикосов) вполне отделяют эту группу от настоящих мшанок под именем *Kamptozoa*.

Во второй из этих работ Ковалевский положил начало более глубокому знанию анатомии *Balanoglossus*, удивительного зарывающегося животного с его хоботом, воротником и червеобразным телом. Ковалевский изучил строение покровов, хобота, кишечного канала и половых желез *Balanoglossus*. Он отметил, что все тело этого животного покрыто мерцательным эпителием, как у плоских червей; выяснил строение и функцию хобота как основного органа движения животного; наконец, подробно разобрал строение кровеносной системы. Но наиболее замечательным оказалось открытие у *Balanoglossus* настоящих жаберных щелей, сообщающихся с кишечником. По этому поводу Ковалевский заметил: «Строение жабр заслуживает особого внимания, так как мы здесь находим образование, не имеющее никакой аналогии у всего отдела беспозвоночных». В результате детального изучения строения жаберных листов, их кровообращения, а также ряда экспериментов с живыми животными он с несомненностью доказал, что функция

дыхания у *Balanoglossus* выполняется передним участком кишки при помощи жаберных щелей, как и у низших позвоночных.

Но Ковалевский в своей работе не поторопился сделать вывод о гомологии между жаберными щелями у *Balanoglossus* и позвоночных: наоборот, сравнивая строение жаберных щелей *Balonoglossus* и *Amphioxus*, он нашел ряд существенных различий. Не этот вывод был важен для Ковалевского. Наибольшую ценность в его глазах представлял факт присутствия у одного и того же животного признаков, характерных для различных типов, что доказывало отсутствие резких границ между типами и свидетельствовало о единстве органического мира. Эта работа, подобно другим эмбриологическим работам Ковалевского, показала, что между позвоночными и беспозвоночными нет непроходимой пропасти. В настоящее время, как известно, *Balanoglossus* относят к хордовым животным (класс кишечнодышащих), сам же Ковалевский почти воздержался от определения его систематического положения, правильно находя, что без знания истории развития все предположения будут гадательными. По анатомическим же признакам он склонялся отнести его скорее к аннелидам, чем к немертинам, как это делали некоторые на основании присутствия хобота.

В работе над эмбриологией гребневиков он первый установил основные этапы их развития. И здесь сыграла роль огромная настойчивость Ковалевского, с которой он старался добиться, чтобы гребневики откладывали яйца в его банках и чтобы эти яйца развивались.

«Еще ни одному исследователю, — говорит он, — не удалось наблюдать развитие *Cestum* (венерина пояса), и если я в этом отношении был счастливее, то это потому, что я не устрашился большого количества совершенно безрезультатных попыток. В ходе зимы я держал в своих банках по крайней мере 60—70 особей *Cestum*; некоторые из них откладывали яйца. Но только раз мне удалось заставить их развиваться. По большей части они умирали после первых стадий дробления. Что могло быть причиной этого? Я думаю, что я нашел ее. Именно,

нужно всегда оставлять яйца *Ctenophora* развиваться в той же воде, где они отложены. Если пренебречь этим, они обычно не развиваются. Я по крайней мере не мог вывести ни одного эмбриона у *Escholtzia* и *Cestum* из яиц, перенесенных в другую воду. Кто держал живые экземпляры *Cestum veneris*, тот знает, что он имел дело с гребневиком, который обычно очень скоро совершенно загрязняет воду. Яйца, оставленные в этой воде, по большей части умирают. Но если сейчас же после откладки перенести их в другую, чистую воду, выигрыш получается небольшой, так как и там яйца не развиваются. Так я бился напрасно очень долго, пока мне не удалось однажды выполнить все условия и благодаря этому достичь возможности описать предлагаемую историю развития. Большой экземпляр *Cestum*, посаженный мной в чистую воду, из которой я тотчас же посредством сифона удалил все выделения его, отложил в течение двух часов значительное количество яиц. Я заботливо отсосал *Cestum*, и мне, наконец, удалось заставить яйца развиваться».

Ковалевский очень тщательно проследил своеобразное дробление яиц гребневика и видел, что крупные шары дробления позднее занимают место полости тела и дают начало мезенхиме. Скопление же мелких клеток на вегетативном полюсе дает начало клеткам пищеварительного канала, который образуется сперва маленьким, а потом все более и более растущим углублением. Он проследил и образование гребней, щупалец, аборального органа и т. д.

Но из всех работ этого года работа над развитием одиночной асцидии, несомненно, важнейшая. Заметив, что зародыши асцидии проходят стадии, напоминающие аналогичные стадии развития зародышей ланцетника, А. О. приложил все усилия, чтобы исследовать их подробнее.

В 1866 г. Ковалевскому пришлось пробыть в Неаполе весьма короткий срок: холерная эпидемия заставила его переехать на остров Искию. Там он нашел в большом количестве вид асцидии, *Phallusia mammillata*, оказавшийся наиболее пригод-

ным для эмбриологического исследования. Тотчас же он устроил на Искии свою маленькую подвижную лабораторию и засел за эмбриологию асцидий.

Основными выводами своей работы Ковалевский считал «отношение шаров дробления к эмбриону», постепенное образование кишечного канала, полости тела, спинных валиков, их замыкание в нервную трубку и образование осевого тяжа, хорды, в хвосте личинки. «Прежние данные, — говорит он далее, — были такие шаткие, что нельзя было провести никакого сравнения с исследованными мною животными. Результаты моих исследований, напротив, превзошли мои собственные ожидания, так как самые факты заставили меня в конце концов притти к выводам, которые мне казались совершенно парадоксальными».

Эмбриологический фактический материал рос у А. О. Ковалевского больше и больше. Он уже давал право на проведение аналогии в развитии разных животных. Так, в работе о развитии одиночных асцидий Ковалевский мог констатировать сходство в развитии асцидий, ланцетника, сагитты, *Phoronis* и *Echinus*. Сходство это выражалось в первой закладке зародыша, непосредственном переходе шаров дробления в клетки эмбриона, образовании сегментационной полости, переходе последней в полость тела и образовании пищеварительного канала путем впячивания.

Но самым неожиданным результатом изучения развития асцидий оказалось его сходство с развитием позвоночных. Это касается прежде всего образования у личинки нервной трубки.

«Когда я впервые наблюдал эту стадию, — пишет Ковалевский, — я полагал, что верхняя трубка относится к кишечнику и представляет собой заднюю кишку.* Прослеживая

* Объясняется это тем, что Ковалевский проницательно усмотрел здесь связь полости кишки и полости нервной трубки, т. е. открытый им у ланцетника и позднее у позвоночных так называемый невроэнтерический канал.

же развитие личинки дальше, я вскоре нашел, что эта вторая трубка становится эмбриональной нервной системой.

Это открытие побудило меня подробно изучить все предшествовавшие стадии развития, и мне удалось проследить образование трубки вплоть до замыкания спинных валиков. Тем самым была установлена полная аналогия образования нервной системы позвоночных и асцидий. Эта аналогия идет настолько далеко, что даже наружное отверстие . . . совершенно аналогично подобному отверстию, которое я нашел у зародышей *Amphioxus*».

«Первая особенность в развитии всех позвоночных, — говорит он далее, — выражается в образовании спинных валиков и замыкании их в нервную трубку. Это образование нервной системы характерно для позвоночных; ни у одного из беспозвоночных не было указано ничего подобного. Гексли в своем руководстве по сравнительной анатомии ставит эту особенность в развитии нервной системы на первое место. Мы нашли подобное образование у асцидий. . . Далее, как известно, главной характерной чертой позвоночных является то, что их тело состоит из двух параллельных трубок: нижней — кишечной и верхней — нервной. То же самое мы видим и у личинок асцидий . . . Правда, у позвоночных между обеими трубками встречается еще плотный тяж — chorda dorsalis». У личинок асцидий, хотя и существует такое образование, оно, однако, лежит несколько более назад. Рассмотрев детально развитие хорды у асцидии и ланцетника, А. О. Ковалевский заключает:

«Исходя из всего этого, я думаю, что можно с полным правом сравнивать как функционально, так и генетически осевой цилиндр . . . хвоста асцидий с chorda dorsalis *Amphioxus*».

Вот какие важные обобщения были сделаны Ковалевским в работе о развитии одиночных асцидий. Асцидии, которых в то время относили к моллюскам или моллюсковидным, оказались родственными позвоночным. Это перебрасывало мост

между двумя основными ветвями животного царства, считавшимися разобщенными друг с другом. Из всех открытий Ковалевского это открытие несомненно в свое время произвело наиболее сильное впечатление. Оно было понято, как одно из самых веских научных доказательств правильности идеи эволюции всех животных из одного корня. Геккель, как сообщал Александру Онуфриевичу его брат Владимир, рассказывал последнему, что известный сравнительный анатом Гегенбаур, получив работу А. О. Ковалевского об асцидиях, «проходил от волнения целую ночь, не ложась в постель».* Мы увидим далее, что так же высоко его оценил и сам гениальный творец теории естественного отбора.

Но, может быть, не менее важным выводом из все разраставшегося у А. О. эмбриологического материала было установление общих закономерностей в истории развития разных типов животных, установление основ сравнительной эмбриологии.

В этом отношении характерна заметка, которую делает Ковалевский в письме от 11 июня 1866 г. из Неаполя, написанном в ответ на присланную ему Мечниковым критическую, или, как ее называет Ковалевский, «ругательную» статью: ** «Я теперь работаю над развитием разных *Prosobranchia*, — пишет он, — и, кроме того, над развитием высших раков и головоногих. Хочу непременно исследовать везде, как образуется полость тела,

* См. «Научное наследство», т. I, 1948. Из переписки В. О. Ковалевского, стр. 275.

** «Ругательная» статья И. И. Мечникова по поводу диссертации А. О. Ковалевского «История развития ланцетника» была помещена в журнале «Натуралист», 1866, № 5. Она свидетельствует о большой эрудиции юного Мечникова, о живости его ума, склонного строить гипотезы по аналогии при недостаточной проверке их фактами и о том, насколько новы тогда были основные выводы диссертации А. О. даже для специалиста. Об ответе Ковалевского на эту критику Мечникова в цитируемом письме см. у С. Я. Штрайха: «Новое из биографии А. О. Ковалевского». Усп. совр. биол., т. XX, в. 1, 1945.

пищеварительный канал, нервная система и сосудистая система: тогда уже будет хоть какое-нибудь основание для сравнительной эмбриологии».

Вот та программа, которая будет проводиться во всех дальнейших эмбриологических работах Ковалевского.

10 октября 1866 г. А. О. был утвержден в должности консерватора при зоологическом кабинете Петербургского университета, а 25 октября — в звании приват-доцента университета. В начале 1867 г. он защитил свою докторскую диссертацию. В докторской диссертации о развитии и анатомии *Phoronis* он провел намеченную им параллель. *Phoronis* — своеобразные червеобразные (по современной классификации), живущие в трубках, были впервые описаны Райтом, а потом Дайстером. В 1846 г. И. Мюллер открыл на Гельголанде странное существо, которое он назвал *Actinotrocha branchiata*. Он подозревал, что это — личинка какой-нибудь турбеллярии. Через два года Крон поместил заметку о превращении актинотрохи в червя, что подтвердили Лейкарт и Пагенштехер.

Докторская диссертация А. О. Ковалевского так же коротка и деловита, как и магистерская. В первой части он дает анатомию червя, во второй — историю развития. В этой истории развития особенно интересным моментом оказалось то, что двуслойная стадия, которая образовалась из яйца *Phoronis*, дала личинку, в которой Ковалевский сейчас же узнал молодую актинотроху. Таким образом, он раскрыл как историю актинотрохи, так и развитие *Phoronis* из этой личинки. Далее он дал гораздо более детальное и верное описание строения *Phoronis*, исправив ошибки Кёлликера и ван-Бенедена, исследовавших *Phoronis* раньше, и сделал свои сравнительно-эмбриологические выводы. «Только тогда можно будет думать, — говорит он здесь, — о сравнительной эмбриологии, когда у нас будет определено образование главных органов, т. е. пищеварительного канала, полости тела и нервной системы». Поэтому он повторяет здесь обобщения, сделанные в работе

о развитии асцидий, и опровергает утверждение Мечникова, что сегментационная полость переходит в пищеварительную, — утверждение, основанное на исследованиях Гегенбаура на сагитте и подвергающее сомнению выводы Ковалевского.* Ковалевский доказывает, что данные Гегенбаура ошибочны и что первые стадии развития сагитты абсолютно совпадают с тем, что имеется у ланцетника и *Phoronis*. Следует заметить, что в этой работе А. О. Ковалевский применял новую методику: заливая фиксированные хромовой кислотой объекты в густую желатину и затем давая ей затвердеть в спирту, он проводил тонкие поперечные разрезы. Иногда он видоизменял эту методику, заливая в желатину живых животных.

---

* Мы здесь и далее не останавливаемся на разногласиях и жарких спорах между Ковалевским и Мечниковым (см. их переписку за 1867—1870-е годы) по поводу происхождения у асцидий нервной системы и вообще о том, был ли прав Ковалевский в своих взглядах на единство животного царства. Споры эти, закончившиеся отказом Мечникова от своих мнений и признанием им правоты Ковалевского, достаточно освещены в литературе. Довольно подробно говорит от этих разногласиях В. А. Догель в биографии А. О. Ковалевского, куда мы и отсылаем читателя (стр. 36—45). См. также: А. Е. Гайсинович. И. И. Мечников. Страницы воспоминаний, 1946, прим. 32, стр. 195—197. Наконец, литература по этому вопросу приведена в примечании к переписке В. О. Ковалевского в «Научном наследстве», стр. 404, прим. 9 к письму 22. И. И. Мечников всегда отличался горячностью. Характерна также маленькая ссора друзей, вызванная, конечно, пылким рвением обоих двигать вперед науку, чуть не поведшая их к разрыву. Мечников был в претензии, что рыбаки в Мессине, по его мнению, весь зоологический материал доставляют А. О. Ковалевскому, а ему ничего не остается. Ссора была быстро ликвидирована решительным, прямым и умным поведением Ковалевского. К этому один из авторов настоящей статьи (А. Н.) может добавить, что, как он лично слышал свыше сорока лет назад от проф. Грасси в Риме (исследователя малярийного паразита комара *Anopheles*), в Мессине сохранилось предание, будто бы Ковалевский и Мечников, приступив к работе, условились делить всех новых пойманных в планктоне личинок беспозвоночных поровну, а нашли только одну личинку... Как они поступили в этом случае, предание не говорит.

В заключение, говоря о систематическом положении *Phoronis*, Ковалевский отмечает черты, сближающие его с мшанками, хотя и указывает на бо́льшую сложность строения.

В том же 1867 г. вышла и немецкая работа А. О. Ковалевского, напечатанная в «Мемуарах» Академии Наук, о развитии ланцетника («Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus»). Здесь описание развития проведено уже гораздо детальнее и основательнее и иллюстрировано полнее, чем в магистерской диссертации. Сомнения и нападки Мечникова заставили Ковалевского более тщательно и подробно зарисовать последовательные стадии углубления одной стенки полого шара в другую — процесс, который в живом животном протекает очень быстро (менее, чем в час) и приводит к тому двуслойному зародышу, который является аналогом такой же стадии развития яиц позвоночных. Предшествующую ей стадию развития с образованием сегментационной полости (которую мы сейчас называем бластулой) он уже считает общей стадией развития для всех животных с полной сегментацией яйцеклетки. Личинку же ланцетника, т. е. стадию, где зародыш начинает вращаться при помощи мерцательных волосков, Ковалевский считает чем-то небывалым для развития позвоночных, у зародышей которых не наблюдалось ресничек на наружном слое клеток.

«До сих пор, — говорит он, — у нашего зародыша мы не находили никаких отличительных признаков эмбриона позвоночного животного; личинка, теперь уже очень быстро кружащаяся в воде, могла бы быть личинкой животного любого типа. Зародыш совершенно до мельчайших деталей походит на личинку соответствующей стадии *Phoronis*, *Limnaeus* (что зародыш *Limnaeus*, вопреки данным Леребуле, покрыт мерцательными ресничками, я слышал от Мечникова, а также и сам убедился в этом), *Asteracanthion berylinus*, *Ophiura* и *Echinus*, . . . и, если не учитывать реснички, наша личинка совпадает также с соответствующей стадией сагитты и асцидий

(*Ascidia intestinalis* и *Phallusia mammillata*); если же мы представим себе, что сегментационная полость наполнена питательным желтком, то наша личинка будет похожа и на личинок *Escholtzia*, *Cestum* и *Sepiola*.* У всех перечисленных здесь зародышей образование обоих слоев или листов (наружного и внутреннего) происходит совершенно одинаково. У всех после деления желтка ** возникает полость дробления и окружающий ее слой клеток (у упомянутых мною яиц с питательным желтком, *Ctenophora* и *Sepiola*, последний занимает место полости дробления) — бластодерма, впячивающаяся с одной стороны и образующая первый зачаток кишечного канала. У всех упомянутых здесь эмбрионов полость дробления или заполняющий ее желток переходит в полость тела будущего животного; оставшееся от впячивания отверстие становится анальным,*** и, наконец, ротовое отверстие образуется через прободение слившихся впяченного слоя клеток и стенки тела». Ряд этих фактов дал Ковалевскому право в описанном образовании видеть общий план, по крайней мере для очень многих форм. В ряду приведенных им животных имеются представители различных типов, именно из *Coelenterata* — *Ctenophora*, из *Echinodermata* — *Asteracanthion berylinus*, *Echinus* и *Ophiura*, из червей — *Phoronis* и *Sagitta*, из моллюсков — *Limnaeus*, из хордовых — *Tunicata* и *Amphibia*. Таким образом, первое образование эмбриона оказывается совершенно совпадающим для всех этих разных животных;

* В подлиннике каждому примеру, приводимому здесь, соответствует ссылка на подлинные работы и даже рисунки. Ковалевский ссылается на работы Леребуле, Агассица, Мечникова, четыре свои работы и некоторые еще ненапечатанные им исследования. Надо только помнить, что стадия, называемая в цитате личинкой, есть собственно стадия гаструлы.

** Термин «желток» в старину часто употребляли для обозначения яйцеклетки.

*** Как позднее оказалось, это отверстие у некоторых животных переходит в рот.

только при дальнейших изменениях появляются различия, которые характеризуют каждый отдельный тип.

Вот наиболее полное обобщение, которое на основании уже очень солидного и нового эмбриологического материала закладывает основы сравнительной эмбриологии.

В конце работы Ковалевский упоминает только что появившуюся статью Гиса «О первом зачатке позвоночного животного». В этой статье Гис отказывался признать существование третьего зародышевого листа (мезодермы) — идею третьего листа отстаивал Ремак — и высказался за то, что у позвоночных мышцы скелета происходят из наружного, а мышцы кишки — из внутреннего первичного листа. Ковалевский здесь присоединился к взгляду Гиса. По его мнению, полость тела высших животных есть щель между двумя листами, и то же самое можно наблюдать у *Amphioxus* и целого ряда беспозвоночных животных. Он еще раз установил гомологию двух первичных зародышевых листов и два типа их образования: впячивание в одном случае и расщепление первичной однослойной бластодермы — в другом. И в том и в другом случаях из верхнего листа образуются кожа и мускулатура тела, а из нижнего — кишечный канал с его мышцами. Однако и это обобщение он высказывает с большой осторожностью: «Быть может, еще преждевременно браться за подобные обобщения, но мне думается, что известные до сих пор факты, относящиеся к развитию, допускают такую группировку. Что касается образования нервной и сосудистой систем, то я не могу пока найти исходную общую точку для их сравнения и вынужден возложить упование лишь на дальнейшие исследования».

А. О. Ковалевский был прав, так осторожно высказывая свои обобщения. Дальнейшие исследования, например, не подтвердили происхождения наружного соматического слоя мезодермы из эктодермы, а спланхнического — из энтодермы. Тем не менее Ковалевский уже установил постоянство таких ста-

дий, как бластула * и гаструла, показал два основных способа образования последней и, главное, потряс старые представления о несвязанных друг с другом типах, развивающихся будто бы каждый по своему особому плану развития.

Если мы вспомним, что все эти открытия и обобщения были проделаны молодым ученым в какие-нибудь четыре-пять лет, мы должны будем поразиться его огромной трудоспособностью, настойчивостью и выдержкой, с какой он не спешил с преждевременными выводами.

В 1867 г. лседует отметить две важные перемены в жизни А. О.: его женитьбу на Татьяне Кирилловне Семеновой и избрание его профессором Казанского университета.

«В лице Татьяны Кирилловны, — говорит В. А. Догель, — Ковалевский приобрел на всю жизнь незаменимого, верного друга. . . Татьяна Кирилловна охотно мирилась с лишениями и мелкими материальными невзгодами первых лет супружеской жизни, сопровождала А. О. почти во всех его путешествиях и поездках и повсюду умела создать для мужа уютную домашнюю обстановку и освободить его от неприятных будничных хлопот. Вместе с тем она сразу поняла, что А. О. неотделим от науки, и не только не ревновала его к работе, но всячески способствовала успеху последней».

20 декабря 1867 г. Ковалевский был избран профессором Казанского университета (сам А. О. был в это время за границей). Н. П. Вагнер, зоолог, профессор этого университета, выражая свою радость по поводу согласия Ковалевского занять кафедру, добавляет в письме к нему: «Не пугайте только нас тропическими морями и Индийским океаном, а все другие приманки для Вас мы постараемся как-нибудь и чем-нибудь заменить в Казани».

В самом деле подвижность Ковалевского в это время была удивительная. Он стремился работать в самых разнообразных

* Постоянство стадии, названной позднее бластулой, уже отмечал Бэр, но не оценил.

местах. Посылая в начале октября 1867 г. морских животных Мечникову, Ковалевский пишет ему из Триеста: «Я сегодня вечером еду в Париж и пробуду тем недели три, заеду по дороге в Женеву, побываю у Клапареда и Фогта и, может быть, у Вашего брата. Из Парижа поеду в Ниццу, постараюсь поработать над сальпами и сифонофорами, а если в Базеле, Париже и Страсбурге найду развивающихся лососей, форелей или сигов, то проведу где-либо, может быть, недель шесть, чтобы тут решить дело».

В марте 1868 г. Ковалевский отправился в Мессину, чтобы поработать там над сифонофорами и другими пелагическими животными.*

«Я здесь так скучаю, — пишет он Мечникову, — что право бы готов вернуться в Неаполь, но, батюшка ты мой, pour la science чего человек не делает! Исследовав развитие одной сифонофоры, захотелось проследить нескольких, то же для медуз, а поэтому мне и казалось, что не следует упустить такого богатства, как Мессина. Я останусь в Мессине, das ist fest. Такого изобилия *Coelenterata* и прозрачной икры моллюсков, как здесь, я нигде не видел».

В конце марта Ковалевский обменялся несколькими письмами с Мечниковым. Мечников занимался в это время развитием и почкованием одной сложной асцидии — *Botryllus*. Еще раньше, работая в Триесте, Ковалевский просмотрел, как развивается *Botryllus*, но не имел авторских притязаний (см. его письмо к Мечникову), зная, что им занимается Мечников.

---

* Неаполитанский залив, куда спускаются отбросы большого города и его окрестностей, не благоприятен для изучения нежных пелагических животных открытого моря. Напротив, в порту Мессины иногда бывает их необычайно много, особенно после того, как сирокко, южный ветер, нагоняющий пелагических животных к северу, в узкое место пролива, заменится северным или восточным, который погонит эти скопления пелагических животных обратно вдоль берега Сицилии в порт Мессины, открытый на север.

Из Мессины он опять пишет Мечникову, что с *Botryllus* ему делать нечего, так как он уже все проследил и выяснил в Триесте. Мечников в ответ выразил свое удивление. Ковалевский заметил на это: «Что касается Вашего удивления насчет того, что мне развитие *Botryllus* кажется ясным, то это основано на том, что я работал над более разнообразным материалом и что не мог видеть у одних, видел у других». Это подчеркнутое нами очень интересное замечание указывает еще раз на уже отмеченную выше широту охвата работы Ковалевского.

Через несколько недель жена его с только что родившимся ребенком и Мечников приехали в Мессину к Ковалевскому.

«Новорожденную дочь Ольгу, — пишет Мечников, — нужно было крестить. Для этого был приглашен священник греческой церкви в Мессине. Я держал дитя в качестве крестного отца. Ковалевский же был особенно озабочен тем, как бы остатки восковых свечей, употребленных во время церемонии, не были потеряны, а послужили бы материалом для заливания препаратов, которые в те времена заключались в смесь воска с оливковым маслом.

Из Мессины Ковалевский уехал на некоторое время в Неаполь и Триест, а оттуда в Петербург. Осенью 1868 г., наконец, состоялся переезд Ковалевского с женой и грудным ребенком в Казань. Из экономии они ехали от Нижнего-Новгорода до Казани на пароходе. В Казани А. О. энергично принялся за работу. Помимо педагогической деятельности он сразу же взялся за организацию Казанского общества естествоиспытателей, о чем 2 декабря 1868 г. писал брату Владимиру:

«Мы теперь возимся с устройством общества натуралистов; может, кое-что и выйдет порядочное; край, кажется, богатый в фаунистическом отношении». Именно для этого организованного им научного общества А. О. предложил девиз: «In specia-

libus generalia quaerimus» (В специальных исследованиях ищем разрешения общих вопросов.)

А. О. не оставлял также ни на минуту и своей научной работы. Весной он обследовал фауну небольшого казанского озерца Кабан и приступил к сбору материала для своей замечательной работы по эмбриологии червей и насекомых. Однако Казань встретила Ковалевского недружелюбно. Интриги и преследования попечителя Казанского учебного округа, которому не понравился молодой профессор, заставили Ковалевского стремиться покинуть Казань.* Уже 5 февраля 1869 г. он был избран профессором Киевского университета, хотя утверждение его в этой должности министерством затянулось до середины 1869 г., что крайне угнетало А. О. Однако это не отразилось на размахе и темпе его работы.

В августе 1869 г. он по поручению Общества естествоиспытателей Казанского университета уезжает на Каспийское море (Астрахань, Петровск, Баку), где за несколько дней собирает большие коллекции по фауне и флоре Каспия и находит ряд новых видов, которые сильно меняют представление о характере фауны этого моря. В краткой «Заметке о моей поездке на Каспийское море» (1870) А. О. отмечает, что «фауну Каспия скорее можно сравнить с фауной Северного, нежели Черного моря».

Осенью 1869 г. Ковалевский переезжает в Киев и в следующем, 1870, году в «Записках Киевского общества естествоиспытателей» публикует сразу девять работ, материал для которых был им собран во время пребывания за границей и в Казани. Наиболее поразительным открытием этого времени было открытие самцов у червя *Bonellia*, самка которого, темнозеленого цвета, прячется в углублениях скал, откуда тянется ее длиннейший хобот с двумя широкими лопастями на конце. По жолобу этого хобота, покрытому ресничками, идет непре-

* См. по этому поводу ряд выдержек из писем Ковалевского, приведенных в статье С. Я. Штрайха «Из переписки братьев Ковалевских». Сов. наука, № 7, 1940.

рывный ток воды ко рту, находящемуся у основания хобота. У этого червя, относящегося к эхиурам, знали только особей женского пола. Ковалевский же, работая еще осенью 1868 г. в Триесте, открыл микроскопических «планариеобразных», покрытых ресничками «карликовых» самцов, которые, как паразиты, живут в нефридиях самки, оплодотворяя яйца, проходящие через этот проток. Это открытие, подобно открытию, сделанному Дарвином у усоногих раков, где были найдены также карликовые «дополнительные» самцы, снова свидетельствует о необыкновенной наблюдательности Ковалевского.

Вторая работа «Почкование *Perophora Listeri* Wiegm.» открывала собою серию работ Ковалевского над почкованием оболочников. Опять он искал и находил общее, закономерности, изучая детально отдельное и следуя девизу «In specialibus generalia quaerimus». *Perophora*, одна из сложных асцидий, образует колонии, давая на столоне почки. В образовании их участвует кожный эпителий и часть стенки кишечного канала (выступа жаберного отдела): эти два слоя с полостью между ними, занятой кровяными тельцами, образуют сперва пузырь. По исследованию Ковалевского, пузырь быстро дает две боковые лопасти, вскоре отпочковывающиеся от центральной части и образующие зачатки околожаберной полости; на средней же части зачатка жаберного мешка закладывается в виде валиков нервная трубка, а вырост на заднем конце дает начало кишке. Ковалевский проследил детально развитие всей кишки, печени, образование жаберных щелей, рта, сердца и предсердия и половых органов.

Третья работа Ковалевского за этот год уже потому заслуживает нашего внимания, что показывает, как широко вел свои исследования Ковалевский. Не довольствуясь литературными данными по эмбриологии позвоночных, он стремился и лично поработать в этой области. Мы уже видели, что он хотел заняться эмбриологией лосося. Теперь он опубликовал «К развитию акул по наблюдениям над *Mustelus laevis* и *Acanthias vulgaris*».

Еще в письме от 21 сентября 1867 г. к Мечникову он писал: «Я работал над цыпленком и пришел к Ремаку — все гисовско-гензеновская чепуха». Мы раньше видели, что в работе о ланцетнике он стал сперва на точку зрения Гиса, отвергавшего существование третьего зародышевого листа (позднее — мезодермы). Гензен же разделял взгляды Гиса. В работе о развитии акул и в работах над другими позвоночными Ковалевский убедился, что Гис и Гензен неправы и «пришел к Ремаку», т. е. к взглядам Ремака, установившего существование, помимо первых двух зародышевых листов, наружного и внутреннего (теперь эктодермы и энтодермы), еще и среднего, распадающегося на кожномышечный и кишечноволокнистый слои (теперь соматический и спланхический). Не останавливаясь на деталях этой работы об акулах, упомянем только, что в новой работе Ковалевский устанавливает в развитии позвоночных (акул, стерляди, щуки и ланцетника) ту связь между полостью кишечной трубки и полостью нервной трубки (невроэнтерический канал), которую он установил для асцидий. Это кажется ему, как он говорит, настолько важным, что ясный переход нервной трубки в пищеварительную он продемонстрировал некоторым из товарищей, и «Хржонщевский, Перемежко, Заленский и Бобрецкий позволили привести мне их свидетельство о совершенной верности этого наблюдения».

В начале 1870 г. Ковалевский задумал новую, очень интересную экспедицию, во время которой ему удалось сделать неожиданные и весьма важные открытия. 19 января 1870 г. на заседании Киевского общества естествоиспытателей он выступил с предложением, вызвавшим горячие споры между членами Общества, организовать экспедицию на Красное море. Свое предложение он мотивировал следующим образом: «С прорытием Суэцкого канала воды Красного и Средиземного морей, точно так же, как и флоры и фауны этих морей, встречаются между собой, а так как свойства обоих морей до крайности различны, то и непременным результатом этой встречи будет значительное изменение как физических, так и фаунистических

условий местностей, недалеко отстоящих от устьев канала. Красное и Средиземное моря, хотя и отделенные друг от друга перешейком только в 150 верст, представляют значительные различия в своих физических свойствах и преимущественно в средней температуре воды и густоте ее раствора». Изложив далее старые данные о различии флоры и фауны этих морей, Ковалевский заключает: «В настоящее время оба эти различные как по своим свойствам, так и обитателям, моря соединяются между собою и устраивается таким образом грандиозный опыт слияния двух совершенно различных фаун и флор. Растительные и животные формы того и другого моря, встречаясь в канале и огромных только что заселяющихся бассейнах Тимсаха и Горьких озер и переносясь на обшивках судов из гаваней Средиземного в гавани Красного моря и обратно, должны будут подвергнуться влиянию новой для них среды и во многих случаях вступить в борьбу за существование. Не подлежит сомнению, что результатом этого слияния явится вскоре образование новых разновидностей и видов» (разрядка наша. — *Авторы*).

Это предложение ярко характеризует Ковалевского — последовательного дарвиниста, чутко реагировавшего на все очередные проблемы, встававшие перед молодой теорией Дарвина. Однако оно встретило противодействие со стороны некоторых членов Общества. Вопрос о командировке на Красное море несколько времени оттягивался и был положительно решен только в сентябре. Поздней осенью 1870 г. Ковалевский выехал на парусном судне вместе с женой и второй дочерью, которой еще не было и года, из Неаполя в Александрию. Качка была ужасная. Еще худшую качку Ковалевские испытали, переезжая на верблюдах из Александрии в Эль-Тор на Красном море. Здесь они прожили около четырех месяцев в хижине, наскоро построенной из обломков коралловых рифов, питаясь только рисом и финиками. Все время муж и жена Ковалевские провели в напряженной работе. Для ухода за ребенком они

наняли туземного араба. Купать ребенка приходилось в большой раковине — тридакне.

Поразительно, как много было сделано Ковалевским за короткое время пребывания на Красном море. Прежде всего он установил, что между фаунами обоих морей нет того значительного различия, которое предполагалось прежде. Многочисленные виды, которые раньше были известны только в Средиземном море и Атлантическом океане, Ковалевский открыл и в Красном море (например, *Balanoglossus*, *Sternaspis*, *Phoronis*, *Sagitta* и т. д.). Причину того, что прежние исследователи находили так мало средиземноморских форм в Красном море, Ковалевский видит в том, что «приезжавшие на Красное море натуралисты обыкновенно брались за исследование коралловых рифов, а понятно, что на рифах встречали оригинальную, так сказать, рифную фауну, совершенно отличную от фауны Средиземного моря, где, как известно, нет коралловых рифов». В противоположность этим авторам Ковалевский не ограничился изучением биоценоза коралловых рифов, а изучил также пелагическую фауну Красного моря, биоценозы песка, зарослей зоостеры и т. д. В результате он собрал богатую коллекцию (более 500 видов) красноморских животных, которую пожертвовал Зоологическому кабинету Киевского университета.

Кроме этой большой, чисто фаунистической работы, Ковалевский на Красном море открыл бесполое размножение иглокожих (деление и почкование), исследовал анатомию и историю развития эхиуры *Thalassema*, изучил строение нервной системы у аппендикулярий и, наконец, открыл замечательного ползающего гребневика, названного им впоследствии *Coeloplana Metschnikowi*.

Часть этих работ Ковалевский доложил в августе 1871 г. на заседаниях зоологической секции 3 Съезда русских естествоиспытателей и врачей.

Из всех этих открытий, несомненно, самым интересным было открытие *Coeloplana*. В этом удивительном животном многие

видели переходную форму между кишечнополостными и плоскими червями. Ковалевский сделал доклад о *Coeloplana* 3 сентября 1871 г. на заседании Киевского общества естествоиспытателей. Однако первое краткое печатное сообщение о ней появилось только в 1880 г. в Трудах 6 Съезда русских естествоиспытателей, а ровно через десять лет после открытия (1881) Ковалевский опубликовал более подробное описание *Coeloplana*. Статья эта была напечатана в приложении к «Известиям Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии» в очень небольшом количестве экземпляров и сейчас является библиографической редкостью.

В заключении этой статьи Ковалевский писал: «Что касается систематического положения *Coeloplana*, то мы еще имеем очень мало данных, чтобы точно определить ее систематическое положение. Для этого необходимо исследование зрелой формы с половыми органами. Первое впечатление заставило меня думать о причислении этой формы к струйчатым [так Ковалевский переводил слово «турбеллярии»], ближе говоря, к планариям, так как и у них встречаются отолитовый пузырек и щупальцы, хотя и не разветвленные; затем общая форма тела и образ жизни сближали эту форму с *Turbellaria*. Но центральное положение рта и отолитового пузырька непосредственно над ним, присутствие двух слепых выступов пищеварительного канала, оканчивающихся по обеим сторонам отолитового пузырька, затем щупальцы со своими влагалищами и хотя и загадочное, но все же существующее деление всей пищеварительной полости на четыре первоначальных мешка заставляют меня отнести эту форму к *Ctenophora*».

Открытие Ковалевского было оценено зоологами всего мира как открытие первостепенной важности. Уже в 1880 г. на французском (Жиар) и немецком (Брандт) языках появились переводы резюме доклада Ковалевского на Съезде естествоиспытателей. Значение этого открытия видели в том, что им впервые была показана «возможность заполнить казавшуюся

раньше непроходимой пропасть между кишечнополостными и червями».* Кроме того, «форма эта играла важную роль при выработке теории происхождения двусимметричных форм от радиальных» (Шимкевич).

Впоследствии диагноз Ковалевского был полностью подтвержден. Коротнев открыл близкую к *Coeloplana* форму на острове Ява — *Ctenoplana* с ясными гребнями, а японец Таку Комаи обнаружил свободно плавающую личинку *Coeloplana* также с характерными гребнями. Таким образом, было доказано, что *Coeloplana* — настоящий гребневик, приспособившийся к ползанию.

В феврале 1871 г. вышло из печати первое издание книги Дарвина «Происхождение человека и половой отбор». Рассматривая в шестой главе генеалогию человека и спускаясь от млекопитающих ниже по ступеням животного царства, Дарвин останавливался на ланцетнике и затрагивал его отношения к беспозвоночным. «Ковалевский, — писал он, — недавно наблюдал, что личинки асцидий родственны позвоночным по их способу развития, по относительному положению нервной системы и по обладанию структурой, близко похожей на chorda dorsalis позвоночных животных; это подтвердил проф. Купфер. Ковалевский пишет мне из Неаполя, что он провел теперь наблюдения еще дальше; и, если его выводы будут твердо установлены, все это составит открытие величайшей важности. Таким образом, если основываться на эмбриологии, всегда вернейшей руководительнице классификации, кажется, что мы, наконец, получим ключ к источнику, откуда происходят позвоночные. Мы теперь имеем право думать, что в крайне отдаленный период существовала группа животных, похожих во многих отношениях на личинок теперешних асцидий, которые разделились на две большие ветви, — одну, пошедшую в развитии назад и давшую асцидий, и другую,

* «Руководство по зоологии». Под редакцией Зенкевича, т. I, стр. 2.

поднявшуюся до венца и вершины животного царства, давшую происхождение позвоночным».

Таково было публичное признание Дарвином значения открытия Ковалевского как открытия величайшей важности для генеалогии человека.

Сам Ковалевский, действительно, в том же 1871 г. поместил в «Archiv f. mikrosk. Anatomie» статью «Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien». В этой работе Ковалевский, вопреки Купферу,* производившему ошибочно нервную систему асцидий из клеток хорды, окончательно установил гомологию нервной системы асцидий с нервной системой позвоночных. На этот раз он также твердо установил у асцидий существование всех зародышевых листов (в том числе и среднего), которые принимались у позвоночных, и гомологичное происхождение из них органов.

Очевидно с большим удовлетворением А. О. указал, в постскриптуме к статье, что Мечников согласился теперь с его доводами в главных пунктах их прежних разногласий о развитии асцидий. Мечников выполнил то, что в переписке предлагал Ковалевскому: в случае если кто-нибудь из них убедится в правоте другого, заявить об этом в печати.

В 1871 г. вышло новое крупное исследование А. О. Ковалевского «Embryologische Studien an Würmer und Arthropoden» все в тех же «Мемуарах» Академии Наук. Поводом к исследованию, как указывает сам Ковалевский, послужило желание и на этих группах червей и членистоногих проверить теорию зародышевых листов, общую как для позвоночных, так и для беспозвоночных. А общего мнения по поводу этих листов все еще не было. Так, Мечников и Земпер, признавая в общем

* Купфер, как показал Ковалевский, неправильно приписывал так наз. тестальным клеткам свободное образование, неверно утверждал, что бластопор образуется на переднем конце тела, неправильно считал, что нервная система образуется не из спинных нервных валиков, а из тяжа, лежащего под ними, и не видал, как происходит впячивание клоаки. См. В. А. Догель, А. О. Ковалевский, стр. 71.

теорию зародышевых листов, отказывались проводить сравнение между листами позвоночных и беспозвоночных.* К этому времени и техника микроскопического исследования сильно подвинулась вперед. Становилось необходимым применить к эмбриологии беспозвоночных метод разрезов, уже с успехом применявшийся к позвоночным. В Казани, где начал эту работу Ковалевский, выбор материала был небольшой. Из червей — пиявки (однако как раз метод разрезов у них не удался Ковалевскому), олигохеты *Euaxes*, *Tubifex*, *Lumbricus*, а из членистоногих — главным образом насекомые: водолюб, пчела и бабочки.

В развитии *Euaxes* была одна особенность. Клетки внутреннего листа не углублялись, не впячивались. Они были слишком крупны, но зато мелкие клетки верхнего листа обрастали их. Но Ковалевский правильно считал, что процесс по существу остается тем же. Он указывал, что обрастание больших клеток кишечно-железистого листа у *Euaxes* и впячивание их у *Lumbricus* следует считать лишь различными крайностями, ступенями одного и того же процесса». Таким образом, у червей образуются два первых зародышевых листа, из которых верхний играет ту же роль, что и у всех типов, и развивается тем же путем. Этот «чувствующий» лист образует кожу и дает нервную систему одинаково у *Sagitta*, *Lumbricus*, пиявок, *Euaxes* и *Tubifex*. Второй дает кишечный канал. Этот лист образует выросты в виде с к л а д о к, дающих кожноволокнистую пластинку и кишечноволокнистую пластинку (соматический и спланхнический листы мезодермы теперь) у *Sagitta*. У других он дает средний лист, образующийся сперва в виде отдельных клеток или клеточных тяжей, р а с щ е п л е н и е которых дает начало и здесь кож-

* Так мотивировал свою основную задачу работы Ковалевский. По отношению к Мечникову он был не совсем точен. Мечников п р о в о д и л такую параллель, но, во-первых, по отношению теории зародышевых листов у него в это время были разногласия с Ковалевским и, во-вторых, как правильно заметил Ковалевский, у Мечникова были очень слабы фактические данные и он более теоретизировал.

новолокнистой и кишечноволокнистой пластинкам; таким образом, получается картина, до деталей совпадающая с тем, что имеется у позвоночных. Сперва образуются два первичных листа, позднее еще третий, средний лист, и судьба листов та же.

Гораздо труднее было сделать выводы о гомологии зародышевых листов у членистоногих, особенно у насекомых. Предшествующие исследователи лишь запутали вопрос, так как, по мнению Ковалевского, не столько руководились собственными наблюдениями, сколько теоретическими воззрениями, подгоняя факты под эти взгляды. Оставаясь на почве фактов, Ковалевский считал, что два первичных листа у насекомых — это наружный лист, такой, как у позвоночных, дающий кожу и нервную систему, и второй, соответствующий мышечному слою позвоночных или сагитты, и лишь дифференцирование (расщепление) его на краю по бокам зародыша дает начало настоящему кишечному листу (эндодерме), загибающемуся внутрь и окружающему желток. Но так как понятие первичного нижнего листа включало в это время у Ковалевского эндодерму и мезодерму вместе, то и в этом трудном случае он счел верным провести и здесь гомологию образования органов из всех трех зародышевых листов, как и у других типов.

Заслуживает особенного внимания заключительное обобщение Ковалевского в этой работе. Из него вытекает с несомненностью, что он был дарвинистом и сторонником происхождения всех типов животного царства из общего корня. Это приходится подчеркивать, так как довольно сильно распространено до сих пор мнение (см., например, юбилейную статью о Ковалевском П. П. Иванова), что Ковалевский, подобно Бэру, отыскивал лишь общие закономерности в эмбриологии, мало интересуясь эволюционной теорией. На самом же деле Ковалевский в заключении работы о червях и членистоногих, возражая сторонникам Бэра, утверждавшим, что гомологии можно проводить лишь в н у т р и т и п о в, писал: «...Когда мы, например, производим позвоночных, как вообще высоко организованный тип, от какого-либо п р е д к а [разрядка

наша. — *Авторы*], который принадлежал к низко стоящим типам животных, например к моллюскам (может быть к туникатам) или червям,. . . то зародышевые листы впервые возникших позвоночных [язык дарвиниста! — *Авторы*] сравнимы с таковыми других типов, и если мы сравниваем зародышевые листы *Amphioxus* с таковыми червей и моллюсков, мы должны сделать то же с зародышевыми листами и других позвоночных». Если этого не делать, указывает Ковалевский, это отняло бы у нас всякую научную основу, и «было бы невозможно говорить о какой-либо сравнительной анатомии или эмбриологии и тем менее о родстве типов [разрядка наша. — *Авторы*], для которого мы находим у беспозвоночных доказательства на каждом шагу».

«По всем этим причинам, — заключает свое рассуждение Ковалевский, — я считаю взгляд, что органы животных различных типов не могут быть гомологичными, неприемлемым».

Иначе сказать, его столь многочисленные исследования по эмбриологии животных привели его к установлению общей для разных типов животных закономерности развития, выражающейся прежде всего во всеобщей распространенности и гомологии зародышевых листов.

Таким образом, сравнительно-эмбриологический материал все накоплялся и накоплялся у Ковалевского. Этот материал был использован знаменитым дарвинистом Геккелем для создания его «теории гастреи». Геккель свел вместе все открытые Ковалевским случаи образования двуслойного зародыша путем впячивания — эту стадию он назвал стадией гаструлы — и доказывал, что гаструла в эмбриональном развитии есть пережиток, рекапитуляция общего предка многоклеточных животных, имевшего тело из двух слоев, эктодермы и эндодермы, и одно отверстие, подобно тому, что мы имеем сейчас у гидры. Такого предполагаемого предка он назвал «гастреей». А то, что у позвоночных во время развития такого впячивания обычно не происходит, он объяснял позднейшим изменением, указы-

вая, что у наиболее примитивного и, следовательно, наиболее близкого к предкам животного — у ланцетника — впячивание имеется.

Теория гастреи имела огромный успех. Почему же ее не высказал сам Ковалевский? Мы уже выше говорили, что он был осторожен в своих заключениях. Следуя девизу «In specialibus generalia quaerimus», он предпочитал накапливать факты. А относительно теории «гастреи» можно вполне определенно сказать, что сформулировать ее так, как это сделал Геккель, помешало Ковалевскому то обстоятельство, что он знал сравнительно-эмбриологический материал несравненно больше и глубже, чем Геккель, который мало работал самостоятельно над историей развития животных. Ковалевский же, подготовлявший в это время обширный материал по истории развития *Coelenterata*, хорошо знал, что как раз образование гаструлы путем впячивания, характерное для ланцетника и асцидий и столь распространенное у других беспозвоночных, встречается несравненно реже именно у гидроидных полипов, т. е. низших кишечнополостных животных. Поэтому в эмбриологии *Coelenterata* встречаются трудности для принятия теории гаструлы, с которыми Геккель почти не считался. Казалось бы, что наиболее примитивные формы многоклеточных должны были сохранить наибольшее сходство с формой их общего предка. Геккель же не смущаясь обходил эту трудность, видя здесь или ошибку в наблюдении, или приписывая другой способ развития гаструлы у гидроидов позднейшему вторичному ценогенетическому изменению.

Однако прошло много десятков лет, и наблюдения Ковалевского и Мечникова о развитии гидроидных полипов и медуз вполне подтвердились и никем не оспаривались. А ценогенетическое изменение истории развития, если стать на точку зрения Геккеля и признать возможность категории явлений ценогенеза, можно было бы допустить, если бы оно было полезно, подобно желтку яйца или зародышевым оболочкам. Если бы менее упорядоченный способ развития сменился более быстрым

и упорядоченным, — а таковым именно и является впячивание, — это было бы еще понятно; но в силу каких условий упорядоченный способ сменился ценогенетически менее упорядоченным, этого Геккель не объясняет. Поэтому вполне понятно, что теория гастреи так и осталась гипотезой. Во всяком случае позднейшая «теория паренхимеллы» Мечникова, который опирается на эмбриологию гидроидов и дает физиологическое объяснение, заслуживает предпочтения.

Большая работа Ковалевского «Наблюдения над развитием *Coelenterata*» была напечатана в «Известиях Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии». В ней прослежена история развития очень большого числа представителей этого типа. Не оставлен без рассмотрения ни один класс: ни гидроиды, ни сцифомедузы, ни кораллы, ни гребневики, эмбриология которых еще раз подверглась пересмотру. Согласно Ковалевскому, у кишечнополостных мы встречаем два способа образования эндодермы: посредством углубления, или впячивания, стенки сегментационной полости и посредством отделения клеток эндодермы от этих стенок. Не предрешая вопроса, который из этих способов является более древним или первичным, Ковалевский высказывает такую мысль: «Возможно, что оба рассматриваемых процесса гомологичны и что различие между ними только количественное». В самом деле, у *Coelenterata* Ковалевский нашел немало переходных случаев, когда наряду с впячиванием наблюдался и выход отдельных клеточных элементов из стенки бластодермы для образования эндодермы.

Уже через два года часть этого исследования Ковалевского, посвященная развитию актиний, была целиком переведена на французский язык профессором Марионом и помещена в «Revue d. Science Naturelle», 4, 1875.

Ковалевского давно привлекала задача получить материал по истории развития загадочной по своему систематическому положению группы *Brachiopoda*, относимых в его время к так называемым моллюскообразным (*Molluscoidea* — по Гексли).

Во время своих неоднократных поездок по берегам Средиземного моря А. О. не раз делал попытки этого рода. Но хотя в Неаполе и добывались нередко *Terebratula vitrea*, они всегда оказывались или полумертвыми, или совсем погибшими. Узнав от Лаказ-Дютье о большом количестве плеченогих *Thecidium* в Алжире, Ковалевский весной 1873 г. отправляется в Алжир, в Бон и Ла-Калль, где производился главный лов кораллов. Здесь ему удалось столковаться с некоторыми из коральеров, попасть на их суда, и с этого времени он начал получать хороший материал. Позднее Ковалевский сошелся с некоторыми хозяевами маленьких судов — коралин и ездил с ними.

Результаты его исследования (напечатанные в «Известиях Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии») доставили ему большое удовлетворение. Начальные стадии — образование однослойного зародыша с сегментационной полостью и впячивание его стенки для образования гаструлы — были типичны для беспозвоночных, но особенное его внимание привлекло образование у плеченогого *Argiope* среднего зародышевого листа путем боковых выростов, отшнуровывающихся от эндодермы, что типично для позвоночных, а для беспозвоночных было установлено только для сагитты. Этот процесс он мог проследить и на разрезах, так как объекты заливались в воск. Очень тщательно Ковалевский проследил постепенное развитие личинки с разделением ее на три сегмента и образованием круговой складки кожи и пучков длинных щетинок на втором сегменте. Он наблюдал и стягивание этой складки-мантии с выворачиванием ее вверх. Он наблюдал на ранней стадии личинки зонтикообразный головной конец ее, покрытый ресничками и несущий четыре глазка, видел, как вывороченная мантия, теряя щетинки, образует две лопасти, спинную и брюшную, как головной конец утрачивает зонтик, как третий сегмент превращается в мышечный стебелек и как лопасти отлагают на своей поверхности хитиновую раковину, лишь впоследствии пропитывающуюся известковыми солями.

Ковалевский далее решительно отверг родство этих «моллюсковидных» с моллюсками. Личинки брахиопод не похожи на личинок моллюсков. У личинок моллюсков имеется парус, нога и раковина, тело же их не расчленено; у личинок плеченогих нет ни паруса, ни ноги, ни раковины, тело же разделяется на три сегмента. По развитию *Brachiopoda* стоят гораздо ближе к *Annelides*. Ковалевский проводит гомологию между спинными и брюшными мышцами аннелид и спинными и брюшными мышцами стебелька плеченогих, гомологию щетинок аннелид с щетинками личинок плеченогих и мышц, идущих к щетинкам у аннелид, с мышцами, замыкающими раковину у плеченогих.

Отмечая эти и другие черты сходства, Ковалевский заключает: «Таким образом, на брахиоподах мы видим весьма наглядный пример, насколько эмбриологические данные необходимы для точного определения положения животных в системе. Два исследователя, Морз и я, едва затронули этот вопрос, едва получили первые результаты о развитии и форме личинок; сейчас масса известных уже из анатомии брахиопод фактов осветилась новым светом».

Через полтора десятка лет Шульгин и Прево, независимо друг от друга, предложили переименовать группу *Molluscoidea* в *Vermoidea* и тем подтвердили правильность диагноза, поставленного Ковалевским.

Повидимому, особенно поразила Ковалевского параллель образования среднего зародышевого листа путем боковых складок эндодермы при развитии личинки *Argiope* с образованием таких же складок при развитии сагитты.

Довольный своими успехами, А. О. писал о результате своих работ брату. Владимир Онуфриевич искренно радовался его удачам и «совершил одну нескромность», как он сообщал брату, а именно, желая посвятить свою палеонтологическую работу Дарвину, он, прося об этом разрешения Дарвина, в письме к нему кстати сообщал о новых открытиях А. О. Дарвин ответил ему очень «милым письмом», выражал благодарность за посвящение, а о работах А. О. высказал следующее:

«Очень Вам благодарен за то, что Вы сообщаете о работах Вашего брата. Я не вполне понял, имели ли Вы в виду настоящее родство между личинкой *Argiope* и *Sagitta* или просто внешнее сходство. В первом случае это удивительно блестящее открытие; я вспоминаю, что даже в дни путешествия на «Бигле» размышлял над тем, каково может быть отношение *Sagitta* к другим группам животного царства. Если мое предположение правильно, то немного найдется людей, которым удавалось бы сделать такие прекрасные открытия, как Вашему брату в данном случае и в случае асцидий. . . Мне ясно, что и Вам и Вашему брату предстоит большое будущее, каждому в своей области».

На зоологов всего мира работа Ковалевского над развитием плеченогих произвела сильное впечатление. Через некоторое время после опубликования ее на русском языке французский журнал «Archives de Zoologie Experim. et Générale» (Sér. 2, t. 1, N 1) поместил сокращенный перевод этой работы (19 стр.) с 15 важнейшими рисунками.

Вернувшись из Европы после поездки в Алжир, А. О. перешел в 1874 г. на новую ординатуру в Одесский университет, в котором уже работал И. И. Мечников и куда он его настойчиво звал, развивая перед А. О. перспективу дружной работы по зоологии и совместной успешной борьбы в Одессе с реакционной частью профессуры. А главное, в Киеве Ковалевский чувствовал себя нехорошо и на факультете и в Совете университета. Мечников указывает как на одну из причин перехода Ковалевского из Киева то обстоятельство, что «на богатую коллекцию, привезенную им из Красного моря, пожелали наложить руку лица, к которым А. О. не питал достаточного доверия».

Как это разъяснено В. А. Догелем, речь шла об А. М. Паульсоне, которому Ковалевский дал временно для систематической обработки коллекции красноморских ракообразных и который, по словам Ковалевского, «утащил» банку с коллекциями к себе и не возвращал. Доцент Паульсон до Ковалевского

читал в Киеве лекции по зоологии и пользовался большим влиянием в Совете. Избрание на кафедру зоологии известного во всем ученом мире Ковалевского сильно подорвало положение Паульсона, который, повидимому, решил не давать ему жить в Киевском университете. Последовал ряд скандалов в Совете университета. Особенно крупный скандал разразился в нем из-за «особого мнения» Ковалевского по вопросу о выборах профессоров на факультетах и в Совете университета, где он на примере Киевского университета доказывал, «каких они порядочных людей забаллотировывают, а проводят своих братцев».*

«Особое мнение» Ковалевского заключалось в том, что он находил более целесообразным, чтобы выборы профессоров производились не факультетскими собраниями и Советом университета, а комиссией из соответствующих профессоров других университетов.

В Одессе Ковалевский устроился более прочно. Купив себе в предместье Одессы, на Молдаванке, дом с садом, в котором очень любил заниматься садоводством в свободное время, он оборудовал в доме хорошую лабораторию. В Одессе у него был круг близких друзей: И. И. Мечников с женой, физик Н. А. Умов с женой, археолог Успенский, доктор Бардах, химик Меликов, а позднее зоолог В. В. Заленский с женой. Этот дружеский кружок одесской профессуры стал формироваться еще до перехода А. О. в Одессу. Он

---

* См. письмо к В. О. Ковалевскому от 19 ноября 1872 г. «Когда Ковалевский стал читать свое мнение, — вспоминает проф. Киевского университета В. И. Модестов (Истор. вестник, 1885, т. XXII, № 12), — поднялся гвалт, превосходящий всякое вероятие. Десятки голосов кричали во все горло, с употреблением некоторых даже площадных слов, на несчастного коллегу, осмелившегося указать на слабые стороны жизни в своем университете. До конца жизни я не забуду этой возмутительной сцены, когда люди в официальном заседании забылись до последних пределов и не удерживались ни от каких оскорблений по отношению к человеку, отличавшемуся перед всеми кротостью и безобидностью».

образовался тогда, когда в Одессе начал работать И. М. Сеченов, вернулся из-за границы И. И. Мечников и на кафедру математической физики перешел из Москвы молодой еще физик Н. А. Умов. Последний привез из Москвы свою молодую жену, и семейная квартира Умовых стала, по выражению И. М. Сеченова, соединительным звеном — салоном кружка. Душою кружка был И. И. Мечников. «Из всех молодых людей, которых я знавал, — пишет в своих воспоминаниях Сеченов, — более увлекательного, чем молодой И. И., по подвижности ума, неистощимому остроумию и разностороннему образованию я не встречал в жизни. Насколько он был серьезен и продуктивен в науке — уже тогда он произвел в зоологии очень много и имел в ней большое имя, — настолько же жив, занимателен и разнообразен в дружеском обществе».

В кружке, кроме того, были профессор римского права москвич Дювернуа и Кондаковы, муж и жена. Ковалевский, «будучи семейным человеком и немного бирюком», по словам Сеченова, не сразу сошелся с их кружком, а сам Сеченов уже годом позже перевелся снова в Петербург.

Тем не менее о Ковалевском он сообщает два характерных случая. На вступительную лекцию Ковалевского в Одесском университете пришел только что назначенный профессором богословия молодой священник. К его смущению, новый профессор оказался завзятым дарвинистом. «Батюшка наш встал на дыбы и. . . замышлял послать министру громовое донесение на лектора и его учение: насилу его убедили, что дарвиновской ересью настолько заражены все зоологи, что найти свободного от нее невозможно».

Второй случай, о котором рассказывает И. М. Сеченов, показывает, как серьезно относился Ковалевский к преподаванию. По собственной инициативе он стал преподавать студентам микроскопическую технику. Вот что рассказывает Сеченов: «Комната, где он давал курс гистологии, находилась как раз над моей лабораторией, и я по какому-то пустячному делу пошел к нему наверх. Прихожу. За столами

с микроскопами сидят студенты, а он молча́ с серьезным лицом ходит по комнате. Подхожу к нему развязно, по-приятельски, но не успел выговорить ни слова, как он извинился самым серьезным образом, что, к сожалению, занят и вступать в разговоры не может».

В 1874 и 1875 гг. выходит еще ряд работ А. О., посвященных почкованию асцидий и напечатанных в «Arch. micr. Anatomie». В первой «Ueber die Knospung der Ascidien» («О почковании асцидий») он подробно излагает на новых объектах тот же процесс почкования, который был уже раньше описан Мечниковым у *Botryllus* и им самим у *Perophora*, и опровергает данные Жиара и Ганина по тому же предмету. Новыми объектами его исследований были асцидии *Didemnium styliferum* и *Amaroecium proliferum*. В. А. Догель справедливо указывает, что Мечников и Ковалевский по-разному отнеслись к открытым ими фактам почкования у асцидий. Мечников, предвзято убежденный в незыблемости теории зародышевых листов, сперва не допускал и мысли, чтобы при развитии из яйца и при почковании одни и те же органы могли образоваться из р а з н ы х зародышевых листов. Мечников так упорно отвергал у асцидий происхождение нервной системы (при половом размножении) из эктодермы, в особенности потому, что прекрасно видел ее происхождение из эндодермы во время п о ч к о в а н и я асцидий. Даже позднее, признав справедливость наблюдений Ковалевского, он высказывал сожаление, что сравнение двух способов развития асцидий, из яйца и из почки, «затемняет» понимание зародышевых листов «обилием второстепенных наслоений». Ковалевский же верил фактам, проверенным им самим. «Вы почему-то придумали аксиому, что почкование происходит так же, как и половое размножение, — писал Ковалевский Мечникову в период их горячих споров, — э т о п о м е н ь ш е й м е р е н а д о д о к а з а т ь». Он считал не рациональным проводить параллель между половым и бесполым размножением потому, что при почковании у асцидий собственно уже нет зародышевых листов,

а существует развитая кожа и весь зародыш строится из клеток, находящихся под нею.

Общий вывод А. О. Ковалевского из произведенных им исследований почкования асцидий, — а он, кроме прежних, исследовал еще почкование у *Didemnium* и у *Amaroecium*, — следующий: «Мы убеждаемся, что каждая почка у всех асцидий состоит из двух слоев — внутреннего и внешнего. Внешний слой доставляет только внешние покровы тела и только посредством двух впячиваний принимает участие в построении тела (образование вводного и выводного отверстия). Наоборот, внутренняя часть почки, обычно представляющая форму более или менее замкнутого или стоящего на стебельке пузырька, дает все органы — кишку, жабры, околожаберную полость и клоаку, сердце и нервную систему! Может быть, и мышцы происходят из внутреннего слоя почки. Половые органы, по-видимому, уже существуют как зачатки в молодой почке и могут рассматриваться как происходящие от материнского животного».

Однако местом развития самой двуслойной почки, по мнению Ковалевского, могут быть самые различные пункты тела асцидии: у *Botryllus* это — выпячивание внешней пластинки околожаберного пузыря, у *Perophora* почка развивается из пластинки перегородки, у *Amaroecium* — из утолщенного конца перегородки в каждом отделе абдомена, у *Didemnium* — из стенки кишечника.

Вторая работа «Об истории развития *Pyrosoma*» («Über die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma») дает описание того же процесса у пелагической колониальной формы *Pyrosoma* и сопровождается описанием и историей развития пиросомы из яйца. В основном подтверждаются данные старой работы о *Pyrosoma* Гексли, но прибавляется и много добавочных деталей.

Во время поездок в Алжире с кораллерами через руки Ковалевского проходила масса камней, покрытых кораллами из группы горгоний. На стволах этих ветвящихся сплющенных

колоний он заметил какие-то странные шнуровидные утолщения, принятые им сначала за уродливости, вызываемые на этих кораллах различными паразитами. Рассматривая их более внимательно, он убедился, что имеет дело с животными, обвивающимися вокруг ствола горгонии и питающимися ею. Форма тела животного была червеобразная, и животное обвивало ветку тремя или четырьмя извивами. Когда он снимал животное с коралла, оно ползало по стенкам сосуда тихо и плавно, как ресничные черви или немертины; выползая из воды, оно как бы не замечало этого и высыхало. К сожалению, он долго не имел возможности обработать материал. Три года спустя он получил от Тульберга, нашедшего это животное независимо от него, статью под заглавием «Neomenia, a new genus of invertebrate animals».

Это была очень интересная находка, так как до Тульберга и Ковалевского только еще один род этих «жолобобрюхих» моллюсков был найден и описан в 1844 г. Ловеном, причислившим его к голотуриям. Другие относили его к сипункулидам и приапулидам, и только Иеринг признал его в 1877 г. по сходству нервной системы за моллюска, близкого к хитонам. Описание двух видов этих *Neomenia*, которых, ввиду наличия у них ноги, Ковалевский отнес также к моллюскам, появилось много позднее (1881) в «Известиях Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии» («*Neomenia gorgonophila*» и «*Neomenia coralliphila*»), а в следующем году в «Zool. Anzeiger» в статье, написанной Ковалевским совместно с марсельским профессором Марионом.*

В Одессе Ковалевский, особенно в первые годы пребывания, продолжал печатать новый материал по эмбриологии

* О том, что под влиянием Тульберга Ковалевский был сперва введен в заблуждение и, так же, как Графф и норвежцы Корен и Даниельсен, принял передний конец неомений за задний и обратно, и как он уже в работе с Марионом в 1882 г. исправил свои ошибки и ошибки других авторов и дал правильное описание интересного животного, см. у В. А. Догеля, l. c., стр. 101.

беспозвоночных. Одним из самых трудных и запутанных вопросов в эмбриологии того времени был вопрос о мезодерме и ее происхождении. Факты, наблюдаемые у разных групп животных, не легко укладывались в общую схему. Это особенно подчеркивается Ковалевским в работе о развитии личинок кораллов *Sympodium* и *Clavularia*, часть которой он проводил тоже с профессором Марионом. По их мнению, соединительнотканные элементы, образующиеся в стенках личинки за счет ее эктодермы, никак нельзя гомологизировать с эмбриологической точки зрения с мезодермой высших позвоночных; это есть простое гистологическое дифференцирование эктодермы.

В «Анналах Естественно-исторического музея Марселя» за 1883 год, где была напечатана работа о личинках кораллов, появились и две классические работы Ковалевского по истории развития моллюсков. Первая работа — о хитонах («Embryogénie du Chiton polii Philippi») была проведена частью на севастопольском, частью на марсельском материале (в морской зоологической лаборатории Марселя). Развитие хитонов давно интересовало Ковалевского и о работе над этими моллюсками он опубликовал ряд предварительных сообщений по-немецки (1879, 1882) и по-русски (1882). Это было время, когда по эмбриологии моллюсков уже появилось немало работ (Рабля — о развитии *Planorbis*, Блохмана — о развитии *Neretina* и др.). Но, верный себе, Ковалевский выбирает и здесь формы, или очень примитивные, как хитоны, или уклоняющиеся, как *Dentalium*. Он проследил шаг за шагом у хитонов дробление, образование бластулы, гаструлы путем впячивания, образование крупных первичных мезодермических клеток, паруса у личинок, постепенное развитие ноги с ножной железой, дифференцирование кишечного канала, образование радулы, развитие нервной системы за счет эктодермы, органов чувств, мускулатуры, развитие личинки с ее спикулами и складками и, наконец, развитие известковых пластинок раковины.

Шимкевич, справедливо отмечая, что Ковалевский никогда не пускался в длинные рассуждения, но описывал и оттенял факты, предоставляя часто делать выводы другим, особенно подчеркивал заключительную фразу работы Ковалевского о хитонах, «перевернувшей все наши рассуждения о происхождении моллюсков».

«Я заканчиваю здесь, — говорит Ковалевский, — изложение моих наблюдений над эмбриологией хитонов. Легко уловить главные пункты, и я думаю, что могу освободить себя от того, чтобы останавливаться специально на общих рассуждениях».

Но в другой работе по эмбриологии моллюсков — «Etudes sur l'Embryologie du Dentale» («Об истории развития *Dentalium*») — напечатанной в том же году и там же, А. О. уже не ограничивается изложением тщательно иллюстрированного большого материала. Эта работа является также классической по истории развития *Scaphopoda*, лопатоногих, уклоняющейся группы, положение которой в системе желательно было определить точнее. В заключительной главе, выделенной, что редко делал Ковалевский, под названием «Общие рассуждения», Ковалевский проводит параллель между историей развития *Dentalium* и развитием хитонов, брюхоногих, пластинчатожаберных и других форм. Ковалевский доказывает, что *Scaphopoda* всего ближе к *Lamellibranchia* и что наружная сегментация личинки, напомнившая Лаказ-Дютье трохофору аннелид, совершенно не сопровождается внутренним сходством. В общих рассуждениях Ковалевский использует для сравнения ряд новых эмбриологических работ по моллюскам — Фоля, Гатчека, Горста, Гаддона и др. Это дает ему возможность проследить развитие паруса у личинок по классам моллюсков и, в особенности, заняться происхождением и гомологией нервной системы.

Еще в 1870 г. в «Записках Киевского общества естествоиспытателей» Ковалевский поместил работу «К истории развития *Amphioxus lanceolatus*», где внес несколько важных поправок

в свои прежние наблюдения над историей развития ланцетника. В 1877 г. он повторил то же в несколько расширенном виде в статье на немецком языке, посланной им в «Archiv f. mikr. Anatomie». Эта статья дала ему возможность высказать также свое мнение как эмбриолога по вопросу о гомологии нервной системы аннелид и позвоночных в связи с гипотезой, развитой в это время основателем Неаполитанской зоологической станции Антоном Дорном, о происхождении позвоночных от кольчатых червей. В 1886 г. он напечатал еще совместно с Шульгиным работу по истории развития кавказского скорпиона.

Последними крупными эмбриологическими работами Ковалевского были работы по истории развития и метаморфозу двукрылых (1886—1887), интересные тем, что они послужили переходом к новой обширной теме, занимавшей Ковалевского во второй половине его научной карьеры.

В первом своем сообщении в «Biologisches Centralblatt» «Zur embryonalen Entwickelung der Musciden» Ковалевский разбирает очень трудный вопрос о закладке у мух эндодермы. Он проводит здесь гомологию между замыканием зародышевой борозды для образования кишечной трубки и гаструляцией. («Здесь род очень вытянутой гаструлы», — говорит он.) Посредством этого замыкания образуется, по его мнению, первичная эндодерма, включающая в себе в потенции и мезодерму. Но с образованием эктодермических стомодеума и проктодеума наблюдается разрыв между передней закладкой эндодермы и задней, образующей два зачатка в форме часовых стекол. Эти оба зачатка окружают желток и растут друг к другу, пока не образуется полная кишечная трубка. Остальная часть первичной эндодермы дает мезодерму.

Во втором сообщении в «Biologisches Centralblatt» («Zum Verhalten des Rückengefässes und des guirlandenförmigen Zellenstranges der Musciden während der Metamorphose») Ковалевский исследовал судьбу сердца во время метаморфоза. Сердце насекомых обратило на себя внимание Ковалевского в связи

с его опытами кормления личинок мух окрашенным мясом. Ковалевского интересовала физиологическая роль средней кишки личинки. Он подкрашивал мясо, которым он кормил личинок, кошенилью, надеясь, что в средней кишке он найдет окрашенные кошенилью жировые клетки. Это ему не удалось, но зато оказалось, что воспринятые с пищей красящие вещества (а также серебряные соли при других опытах) прекрасно осаждаются в клетках так называемого «гирляндообразного клеточного тяжа» и в особых клетках, окружающих сердце в его задней части (13 пар крупных клеток) и средней части (лентообразная масса мелких околосердечных клеток). Эта окраска выступает даже на живых личинках. Очевидно, в этих клетках, служащих, подобно незадолго до того открытым Мечниковым фагоцитам, для удаления из крови и других жидкостей тела вредных или бесполезных веществ, находящихся в растворах, образуется с краской нерастворимое белковое соединение. Эта окраска, выделяя указанные выше клеточные элементы, позволила очень легко проследить их судьбу во время метаморфоза. Оказалось, что клетки гирляндообразного тяжа есть истинный личиночный орган, ибо во время метаморфоза его клетки разрушаются и поглощаются совершенно фагоцитами. Лентообразная же группа клеток среднего отдела сердца целиком в окрашенном состоянии переходит в имаго, подобно той части сердца, около которой она расположена. Поверочные опыты кормления взрослых мух окрашенным раствором сахара показали, что этот орган, поглощающий введенные вещества, функционирует одинаково как у личинок, так и у имаго. Наконец, что касается 13 пар крупных клеток задней части сердца, то в связи с укорачиванием сердца сохраняются и переходят в имаго только семь пар клеток, а остальные разрушаются и поглощаются при метаморфозе фагоцитами.

Таким образом, введение в кровь или кормление различными солями и красками давало в руки Ковалевскому интересный метод для определения физиологической роли раз-

личных фагоцитарных и выделительных органов у животных.

Наконец, в работе «Материалы к познанию эмбрионального развития Muscidae», напечатанной в «Zschr. f. wiss. Zoologie» в 1887 г., мы имеем последнюю классическую работу Ковалевского по эмбриологии. Метаморфоз мух был исследован еще до Ковалевского, в частности варшавским профессором Ганиным. Им было установлено значение так называемых «имагинальных дисков», или клеточных пластинок, из которых позднее развиваются ткани имаго. Но почему и как совершается при метаморфозе распад тканей личинки, это было совершенно не выяснено. В картине этого распада авторы совершенно не сумели разобраться. Ковалевский блестяще разрешил эту загадку. Ключом к разрешению явилась теория фагоцитоза его друга Мечникова. Мечников в классической работе «Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren» («Исследования о внутриклеточном переваривании у беспозвоночных»), «Arb. aus dem Zool. Inst. zu Wien», Bd. V, 1883, за которой последовали «Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbeltiere» («Исследования о мезодермальных фагоцитах некоторых позвоночных»), на ряде примеров (наблюдения и опыты с гидроидами, личинками иглокожих и немертин, гребневиками, асцидиями, моллюсками и амфибиями) показал, какую громадную роль играют амебовидные клетки (особенно мезодермы), захватывающие внутри организма всякого рода твердые тела (бактерии, крупинки краски, введенные в организм, кровяные тельца человека и т. п.). Он показал далее, что ослабленные органы и ткани самого организма при воспалении или при метаморфозе поглощаются этими «фагоцитами». Теория фагоцитоза Мечникова явилась, таким образом, и для Ковалевского ключом к познанию процессов метаморфоза. При процессе распада мышц и других тканей личинки исследователи рисовали Körnchenkugeln — шары зернышек, продуктов распада, в которых нередко наблюдали несколько ядер. Что это за ядра

и что это за клетки, для исследователей было совершенно неясно. Ковалевский первый расшифровал эти картины, шаг за шагом проследив постепенное разрушение фагоцитами мышц, клеток слюнных желез и т. п. Он показал, что и ядра этих мышц поглощаются фагоцитами и мало-помалу ими перевариваются. Изучая мышцы тела, разные отделы кишечного канала, гиподерму, Ковалевский показал, с одной стороны, существование на очень ранней стадии личинки имагинальных дисков и особых клеток, защищающих разрушающиеся ткани личинки, постепенное разрастание этих дисков, а с другой — постепенное разрушение тканей личинки фагоцитами. Работа была снабжена пятью большими таблицами рисунков, где фагоциты и их ядра ради ясности были окрашены в красный цвет, а остальные ткани оставлены черными. Весь процесс метаморфоза мышц, кишечника с его железами и гиподермы прослежен и иллюстрирован Ковалевским так тщательно, так ясно, что выводы напрашиваются сами собой. По нашему мнению, для признания теории фагоцитоза работа о метаморфозе мух Ковалевского имела не меньшее значение, чем исследования самого Мечникова.

Но эта работа связана со следующим периодом деятельности Ковалевского.

Из биографии одесского периода следует отметить торжественное и искреннее чествование двадцатипятилетия его деятельности 25 ноября 1888 г. Приводим часть описания юбилея из воспоминаний дочерей А. О. Ковалевского (см. В. А. Догель, l. с., стр. 92):

«А. О. совершенно не был подготовлен к чествованию и был очень поражен, когда начался огромный съезд с принесением ему поздравлений и адресов на дому. Вечером было устроено торжественное заседание Общества естествоиспытателей в актовом зале университета, где А. О. должен был сделать очередной доклад. Вечером заехал на квартиру Ковалевских профессор Заленский и повез всех детей А. О. на заседание. Доклада, конечно, не было. Мы видели А. О. взволнованного, подавленного массой приветствий, телеграмм, оглушенного рукоплеска-

ниями переполненного зала. Когда чествование кончилось, А. О., и в эту минуту не забывший своего друга Мечникова, просил послать и ему за границу приветственную телеграмму, а затем стремительно бросился из зала: его совершенно оглушили рукоплескания студентов, выстроившихся с зажженными факелами шпалерой во всю длину парадной мраморной лестницы. А. О. пытался скрыться: он быстро оделся, вышел на улицу и сел на извозчика. Студенты с факелами побежали за ним, распрягли лошадь и всю дорогу с пением «Gaudeamus» и криками «ура» везли его до дому. Это было совершенно небывалое явление в те времена».

В речи самого юбиляра можно отметить несколько мест: первое — где он высказал свой взгляд на научную работу, как на искание общего в специальном и провозгласил свой девиз: «In specialibus generalia quaerimus»; второе — где он указывал на научную работу, как на средство борьбы с модным тогда пессимизмом и как на патриотический долг, так как всякий успех в общей науке поднимает достоинство русского народа: «Специальные исследования, — говорил он, — конечно, в разумном направлении, дают такие прямые и достижимые задачи, разрешение которых изгонит пессимизм и даст исход и удовлетворение лучшим стремлениям, а вместе с тем возвысит достоинство русского народа как участника в решении научных мировых вопросов». Наконец, следует отметить и третье место, где он выдвинул вперед то чувство к научным изысканиям, которое его всегда одушевляло, — страстность в работе. «Я хотел бы сказать, — говорил он, — насколько это служение (науке) легко и приятно. Для меня удовлетворение возможности работать над избранною мною темой составляет удовлетворение какого-то страстного стремления. Вроде того, например, как охотник переносит всякие невзгоды, чтобы достигнуть цели, так и я употребляю все свои физические и умственные силы, чтобы добиться какой-нибудь стадии развития, какой-нибудь личиночной формы».

И в самом деле, по воспоминаниям Мечникова, работавшего с ним в том же университете, Ковалевский не любил «лектории, где обыкновенно усиленно обсуждались дела, и убегал из нее в лабораторию, где он делал свое дело».

Он не отказывался и от общественных дел, так или иначе связанных с его специальностью. Так, он был около двух лет проректором университета. Он был председателем Общества естествоиспытателей в Одессе, почетным попечителем городских школ в Одессе, где старался улучшить положение учителей и учительниц, и участвовал в борьбе с филоксерой в Бессарабии, для чего воспользовался опытом и указаниями своего марсельского друга профессора Мариона и советами Мечникова по поводу биологических методов борьбы с нею.

В конце 80-х годов А. О. Ковалевский окончательно оставил работы по сравнительной эмбриологии и приступил к серии исследований в совершенно новой для него области сравнительной физиологии. Эти экспериментальные исследования касались формы и функции выделительных и фагоцитарных органов беспозвоночных. Почему же Ковалевский во второй половине своей научной деятельности отошел от описательной эмбриологии, где он был так велик, и занялся сравнительно-физиологическими экспериментальными работами?

К 80-м годам основы сравнительной эволюционной эмбриологии были прочно заложены. Все наиболее существенное и важное было исследовано самим Ковалевским, Мечниковым и их последователями. Почти по всем главным группам животного мира был накоплен громадный эмбриологический материал. Появились первые сводки по сравнительной эмбриологии. За исследование подробностей и уточнение деталей эмбрионального процесса взялась целая армия второстепенных исследователей как у нас, так и за границей. Вопросы сравнительной эмбриологии стали в центре внимания биологов того времени, они стали «модными». Цель, поставленная Ковалевским еще в 60-х годах, уже была достигнута. Дарвинизм получил в эмбриологии прочную опору, антиэволюционная теория

типов Кювье — Бэра была сокрушена. Пророчество Дарвина относительно того, что «эмбриология раскроет нам нередко темное для нас строение прототипов каждого большого класса», целиком сбылось. Опираясь прежде всего на работы Ковалевского, с легкой руки Геккеля, биологи занялись филогенетическими исследованиями и составлением родословных древ для отдельных групп животных. Но к этому направлению, когда родословные составлялись часто без достаточно серьезных научных оснований, Ковалевский относился всегда критически, и это, возможно, вызвало его переход от сравнительной эмбриологии к другому направлению работ.

А жизнь властно требовала решения новых важнейших проблем. Знание эмбриональных процессов, основанное на их описании, стало недостаточным, необходимо было перейти от филогенетических построений к изучению иных причин эмбриогенеза, и действительно в 80-х годах ряд крупнейших биологов, и в первую очередь Мечников, переходят от описания к эксперименту, к выяснению причин формообразования и изучению развития формы организма в связи с его функциями, т. е. кладут начало новому направлению в биологии, получившему впоследствии не слишком удачное название «экспериментальной зоологии». Этот переход на новые рельсы особенно ясно выражен в следующих словах И. И. Мечникова в его работе: «Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren» (1883): «Занимаясь в течение ряда лет вопросами генеалогии Metazoa, я пришел в конце концов к убеждению, что разрешить их невозможно одним морфолого-эмбриологическим путем. . . Знакомство с физиологической историей органов является совершенно неизбежным для установления их генеалогического значения. . . В силу этого ясно, что при выяснении вопроса о генеалогическом развитии пищеварительного аппарата. . . я должен был, помимо изучения эмбрионального развития эндодермы, остановиться и на физиологических исследованиях функции последней».

Мы знаем, что дружба между И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским в это время была особенно крепкой. Кроме того, как мы видели, А. О. Ковалевский всегда заботливо следил за новыми методами исследования. Поэтому вполне закономерно было применение им новой экспериментальной методики, которой придерживались в то время исследователи выделительной системы позвоночных. Недаром Ковалевский в работе «К познанию экскреторных органов» очень часто ссылается на И. И. Мечникова.

Переход Ковалевского от описательно-эмбриологических исследований к изучению функции выделительной и фагоцитарной систем был необходим, вполне последователен и совершился в силу той же внутренней логики, которая ярко выражена в приведенной цитате из работы Мечникова. Если последний от изучения эмбрионального развития эндодермы перешел к исследованию ее физиологической функции, т. е. к вопросу о внутриклеточном пищеварении, то Ковалевский, в своих последних эмбриологических работах настойчиво занимавшийся производными мезодермы, перешел к изучению выделительной и защитной функций как важнейших функций, свойственных производным мезодермы. При этом и в сравнительно-физиологических работах Ковалевский остался верным своей основной руководящей идее — единства животного мира.

Сравнительно-физиологические работы Ковалевского в свое время не получили должной оценки, хотя и оказали очень большое влияние на развитие сравнительной физиологии, так как они шли впереди своего времени. Только сейчас, когда дарвинизм начинает проникать, наконец, в область физиологии, мы можем по достоинству оценить все значение этих работ. Они прокладывали новые пути для физиологических исследований. Если в настоящее время методика и выводы этих работ отчасти устарели, то идейные установки их свежи, имеют и сейчас актуальное значение. Молодые советские физиологи могут многому научиться, знакомясь с этими работами.

В своих исследованиях формы и функции выделительных и фагоцитарных органов Ковалевский стремился получить материал для того, чтобы поставить сравнительную физиологию на службу дарвинизму, как ранее он это делал в отношении сравнительной эмбриологии, но как там, так и здесь он нигде ясно не сформулировал эту задачу, надеясь, что материал будет говорить сам за себя.

Свою работу Ковалевский начал с исследования выделительных органов. В 1889 г. он опубликовал три работы — одну, пространную, на немецком языке [«Ein Beitrag zur Kenntniss der Exkretionsorgane» («Материалы к познанию выделительных органов»), «Biol. Centralblatt», Bd. IX] и две короткие на русском языке в «Записках Новороссийского Общества естествоиспытателей» («О выделительных органах беспозвоночных животных» и «О выделительных органах некоторых насекомых, пауков и многоножек»). В 1892 г. он дополнил этот материал большим докладом на Международном зоологическом конгрессе в Москве [«Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres» («О выделительных органах наземных членистоногих»)] и специальной работой о выделительных органах у пантопод, опубликованной в «Записках Академии Наук» [«Ein Beitrag zur Kenntniss der Exkretionsorgane der Pantopoden» («Материалы к познанию выделительных органов пантопод»)]. Наконец, много материалов по выделительным органам можно найти и в последующих его работах о фагоцитарных органах.

Ковалевский принялся за изучение выделительных органов с обычной для него страстностью и широтой размаха. Трудно представить, что громадный материал, полученный им, был результатом немногих лет работы одного человека! До него вопрос о форме и функции выделительных органов беспозвоночных был совершенно не разработан. Не существовало никаких методов, никаких экспериментальных подходов для его решения. Часто вопрос о выделительной функции того или другого отдела решался методом исключения, т. е. эту функцию приписывали органу, который явно не мог обладать

функцией дыхания, пищеварения и т. д. Работы Ковалевского «превратили главу о мочеотделительных органах беспозвоночных в один из наиболее разработанных отделов сравнительной физиологии» (Мечников, 1902).

Значение этих работ Ковалевского заключается прежде всего в том, что в них был указан и разработан метод исследования выделительной функции, заключающийся во введении в организм чужеродных веществ, поглощение или выделение которых клетками можно легко обнаружить или непосредственно под микроскопом, или в результате определенных химических реакций (с красками, солями металлов и т. п.). Этот метод с известными ограничениями не утратил своего значения до настоящего времени.

Как уже сообщалось выше, Ковалевский применил этот метод в середине 80-х годов, исследуя метаморфоз насекомых. Но самая мысль о таких исследованиях, как показал В. А. Догель, явилась у него, повидимому, еще тогда, когда он думал о переходе в Одессу: «Если бы мне попасть в Одессу, — говорил он тогда, — я бы взялся за сравнительную физиологию; я придумал много планов, как приняться; нужно только, чтобы их покритиковал знающий человек». В работе о метаморфозе насекомых он в качестве индикаторов употреблял соли серебра и кошениль. Позднее Ковалевский использовал в качестве индикаторов самые разнообразные вещества — аммиачный кармин, индигокармин, ализаринблау, везувин, бисмаркбраун, кислый фуксин, лакмус, соли железа и пр.

Сила методики Ковалевского, давшая успех его работам, заключалась в том, что он не ограничивался введением какого-нибудь о д н о г о вещества, как это делали иногда и до него (Гейденгайн и др.), а употреблял одновременно серию веществ, выбирая их вполне сознательно, на основании их физико-химических свойств (вещества кислые и щелочные, нейтральные соли, вещества, меняющие свою окраску в зависимости от среды, в какую они попадают, вещества, легко

растворимые и почти не растворимые, коллоиды и кристаллоиды и т. д.). Ему удалось не только выявить клетки и ткани, которые абсорбируют, а иногда и выделяют эти вещества, но и охарактеризовать их физико-химические свойства. При этом, несомненно, Ковалевскому сослужила службу хорошая подготовка по физике и химии, которую он получил в молодости. В сочетании с тщательными морфологическими наблюдениями этот метод оказался весьма плодотворным. Благодаря его применению Ковалевскому удалось открыть ряд совершенно новых, до него не известных физиологических способов экскреции и описать многочисленные экскреторные органы, о существовании которых раньше никто не подозревал.

Основной вывод Ковалевского, которому он сам придавал весьма большое значение, заключался в том, что у большинства беспозвоночных выделительные органы состоят из двух аналогичных в функциональном отношении частей: «кислой» части, т. е. абсорбирующей основные краски, например аммиачный кармин, и «щелочной» части, окрашивающейся кислыми красками, в частности индигокармином. Органы, принадлежащие к первой группе, окрашиваются раствором лакмуса в розовый цвет, в то время как органы второй группы — в голубой цвет. У большинства животных со вторичной полостью тела можно обнаружить эту закономерность. У сипункулид, моллюсков, ракообразных, некоторых паукообразных и позвоночных производные эпителия канала метанефридия относятся к щелочной части, т. е. принимают синюю окраску при введении животному индигокармина, а целомический эпителий и его производные представляют собою кислую часть выделительной системы и окрашиваются в красный цвет аммиачным кармином. У сипункулид эти две части выделительной системы отделены друг от друга: щелочная часть представлена каналом метанефридия, а кислая — перитонеальными клетками, покрывающими заднюю кишку. То же наблюдается и у некоторых моллюсков. Наоборот, у ракообразных, паукообразных и позвоночных эти две части объединены в один орган (кислая часть представлена

целомическим мешочком антеннальной и максиллярной желез ракообразных и мальпигиевым клубочком почки позвоночных, щелочная часть — мочевыми канальцами почки позвоночных и антеннальной, максиллярной и коксальной железами членистоногих. Для доказательства своей смелой аналогии между различными в морфологическом отношении частями выделительных органов беспозвоночных и позвоночных животных Ковалевский предпринял специальные опыты с инъекцией некоторым позвоночным лакмусовой настойки и смеси аммиачного кармина и индигокармина и обнаружил, что мальпигиевы клубочки окрашиваются аммиачным кармином в красный цвет, а мочевые канальцы индигокармином и лакмусом — в синий.

В настоящее время мы не можем признать правильными некоторые сравнения и обобщения Ковалевского, ибо сама методика его нуждается в известных коррективах, но и сейчас подход Ковалевского к исследованию функциональных особенностей тех или других органов и тканей представляет громадный интерес. Ковалевский одним из первых применил исторический метод в физиологии. Его работы по исследованию выделительной системы, содержащие смелые, а порой и неожиданные сравнения, в конце концов были подчинены одной общей мысли. Как и в своих эмбриологических работах, он здесь искал подтверждения идеи единства животного мира. Он искал физиологические явления и свойства, общие для представителей различных типов. И это ему несомненно удалось. Тем самым он поставил физиологию на службу дарвинизму. Границы между типами и здесь стирались доказательством сходства в функционировании выделительных органов у представителей различных типов.

Широко применяя в своих физиологических исследованиях исторический метод, Ковалевский в ряде случаев стремился выяснить происхождение функции того или другого органа. В частности, большой интерес представляют мысли Ковалевского по вопросу о происхождении выделительной функции

мальпигиевых сосудов насекомых. Изучая выделительные процессы у тлей (*Aphis*), единственных насекомых, лишенных мальпигиевых сосудов, Ковалевский установил, что у них эти процессы осуществляются всей задней кишкой. В своей работе 1889 г. он писал следующее:

«Я нашел сравнительно больших афид в корнях наших злаков; им удалось ввести в тело смесь аммиачного кармина с индигокармином, и хотя бо̀льшая часть их погибла от этой операции, но некоторые выживали, и у последних можно было видеть отлично, что индигокармин собирается в задней кишке и, следовательно, роль мальпигиевых органов играет задняя кишка. Если мы вспомним, что эмбриологическими исследованиями доказано, что мальпигиевы сосуды развиваются как выступы задней кишки зародыша, то функция задней кишки афид будет совершенно просто объясняться. У некоторых ракообразных, например циклопов, тоже мочевые выделения происходят в задней кишке. Это явление у афид представляет род атавизма».

Но, помимо применения исторического метода в физиологии, значение работ Ковалевского состоит в том, что они сильно обогатили фактическую основу этой науки. Пользуясь разработанным им методом инъекции, Ковалевский открыл ряд совершенно новых явлений в физиологии выделительной системы. Наибольшее значение имеет открытие им так называемых нефроцитов (термин предложен позднее), т. е. клеток, способных захватывать из крови растворенные экскреты и различные чужеродные вещества и фиксировать их внутри своей протоплазмы. К разделу нефроцитов относятся так называемые перикардиальные клетки насекомых, клетки жаберных желез ракообразных и многие другие. В большинстве случаев они обладают кислой реакцией и окрашиваются в красный цвет кармином и лакмусом, но встречаются также и щелочные нефроциты. Еще задолго до Ковалевского были известны экскреторные клетки, избирательно накапливающие в своей протоплазме некоторые экскреты (например, мочевую кислоту)

в виде твердых конкрементов, лежащих в особых вакуолях, где эти вещества сохраняются до конца жизни животного (так называемая почка аккумуляции).

Эта форма экскреции широко распространена среди беспозвоночных и обнаруживается крайне легко. Нефроциты отличаются от этих конкрементных клеток тем, что растворенные экскреты не образуют твердых внутриклеточных отложений и фиксируются протоплазмой иначе, равномерно распределяясь по клетке и, возможно, вступая в химическое соединение с протоплазмой. Функция нефроцитов, а часто и сами эти клетки до исследований Ковалевского не были известны, так как нефроциты лишены каких-либо выраженных морфологических признаков (конкременты и т. п.), которые свидетельствовали бы об участии их в процессах экскреции. Ковалевский, применив физиологическую методику (инъекции красок), впервые обнаружил их функцию и таким образом открыл неизвестную раньше форму экскреторного процесса. В настоящее время, несмотря на неоднократные попытки опровергнуть мнение Ковалевского о нефроцитах как об органах экскреции, большинство физиологов признает их участие в выделительных процессах. Часто указывают, что Ковалевский рассматривал нефроциты как почку аккумуляции, где экскреты сохраняются в неизменной форме, фиксированные протоплазмой до смерти животного. Это неверно. Ковалевский рассматривал, например, перикардиальные клетки насекомых как химические фабрики, утилизирующие и обезвреживающие экскреты. Только в том случае, когда нефроциты захватывают чужеродные вещества, абсолютно не поддающиеся воздействию их протоплазмы, эти вещества откладываются в нефроцитах в неизменном виде и сохраняются там неопределенно долгое время.

Посредством своего метода инъекции Ковалевский впервые открыл выделительные органы пантопод, доказал присутствие максиллярной (раковинной) железы у *Squilla mantis*, дифференцировал и разобрал строение жирового тела у паукообраз-

ных, многоножек и насекомых, обнаружил экскреторную функцию так называемых хлорагогенных клеток аннелид, перикардиальных (кеберовых) желез моллюсков и других производных целомического эпителия и, наконец, дал блестящее доказательство процесса экскреции в конкрементных клетках моллюсков, и в особенности асцидий, у которых выделение по типу почки аккумуляции есть единственная форма экскреторного процесса. Этот список новых фактов, установленных впервые Ковалевским, можно было бы увеличить еще во много раз, но и приведенного достаточно, чтобы убедиться в правоте Мечникова, который писал, что после работ Ковалевского глава о выделительной системе стала наиболее разработанной главой сравнительной физиологии.

В 1890 г. Ковалевский опубликовал свою работу «О селезенке у моллюсков», которая была первой в ряде его работ над фагоцитарными органами беспозвоночных (1890—1897). Он показал, что при введении в гемолимфу некоторых моллюсков суспензий и эмульсий (тушь, порошок кармина, кровь позвоночных, сперматозоиды, молоко и т. п.) они собираются в специальных фагоцитарных органах, которые таким образом выполняют защитную функцию, очищая гемолимфу (путем фагоцитоза) от посторонних микроскопических нерастворимых частиц. Эти органы он назвал селезенкой моллюсков.

Впоследствии своими исследованиями Ковалевский охватил представителей почти всех типов беспозвоночных. При этом он перешел к новому методу исследования. Он вводил суспензии бактерий (бациллы сибирской язвы, птичьего туберкулеза и др.). Для изучения бактериологической техники он специально ездил в Париж в Институт Пастера (1892). У большинства исследованных животных он открыл систему клеток, иногда рассеянных по всему телу, которые фагоцитировали бактерий, введенных в кровь, и этим выполняли защитную функцию в борьбе с болезнетворными началами.

Работы, посвященные фагоцитарным органам, имели весьма большое значение для фагоцитарной теории иммунитета,

которая в то время энергично разрабатывалась Мечниковым. Ковалевский экспериментально доказал, что иммунитет у беспозвоночных зависит от нормальной функции фагоцитарных органов. Если фагоцитарную деятельность этих органов исключить, нагрузив их какой-либо инертной суспензией, то животные, ранее бывшие невосприимчивыми к ряду заболеваний, гибнут в результате размножения бактерий в их теле. Особенно яркий пример такого рода привел Ковалевский в работе «Études des glandes lymphatiques de quelques Myriapodes» (1895) («Исследования лимфатических желез некоторых *Myriapoda*»).

«Я привез несколько сколопендр, — говорит он в этой исключительно интересной статье, — в мою зоологическую лабораторию в С.-Петербурге, но здесь, несмотря на наилучшие условия и хорошие термостаты Визнега (Wiesnegg), сколопендры оказались очень устойчивыми к аспорогенной форме сибирской язвы, которую я им вводил. Чтобы вызвать у них заболевание, им нужно было сначала ввести кармин или соль железа и занять таким образом клетки лимфатических желез и фагоцитарные лейкоциты. В этих условиях животные заболевали, и их кровь, так же как и лимфатические железы, наполнялись бациллами. Я провел несколько сравнительных опытов, вводя сибирскую язву: 1) сколопендрам, которые, получив в течение нескольких дней (5—10) соль железа, вновь стали совершенно нормальными и совсем оправились от операции, или, по крайней мере, с жадностью поедали насекомых и молоко, что является их излюбленным питанием, и 2) другим сколопендрам, которым предварительно не было сделано инъекции или была проинъицирована сибирская язва, которую они хорошо перенесли. Всегда животные, получавшие железо или кармин, умирали от сибирской язвы, в то время как другие оставались живыми».

В 1890 г. Ковалевский был избран академиком и переехал в Петербург. Еще в 1883 г., в одесский период, он был избран членом-корреспондентом Академии Наук. Он был бы непрочь

и совсем оставить преподавательскую деятельность, с тем чтобы всецело посвятить себя любимой исследовательской работе. Однако он счел необходимым дослужить в качестве профессора до полной пенсии еще три года. Такая должность представилась ему в Петербургском университете в виде ординатуры по гистологии. В это время он был академиком по совместительству. В Академии Наук тогда большим влиянием пользовалась группа реакционных профессоров-немцев, всячески препятствовавших продвижению талантливых русских ученых. Ковалевский принял активное участие в борьбе против этой группы. Благодаря его стараниям его товарищ по Одесскому университету профессор В. В. Заленский был избран академиком и директором Зоологического музея, а кандидаты «немецкой» партии не прошли. В последние годы своей жизни очень много сил и внимания А. О. уделил постройке и организации Севастопольской биологической станции, а в самой Академии, незадолго до смерти, он организовал так называемую особую зоологическую лабораторию, работать в которой самому ему пришлось недолго. После его смерти она перешла в заведывание академика В. В. Заленского.

В этот петербургский период он продолжает исследование фагоцитарных органов у беспозвоночных; его внимание привлекают анатомия и биология пиявок, где он находит удивительный способ введения сперматозоидов внутрь через стенки тела. И здесь его наиболее привлекают примитивные формы пиявок. За последние годы он изучает анатомию группы странных морских брюхоногих моллюсков рода *Pseudovermis*, открытых Переяславцевой, и семейства *Hedylidae*, лишенных не только раковины, но и мантии, у которых мешок внутренностей значительно длиннее подошвы ноги, найденных им в Севастополе и в Мраморном море, на Принцевых островах, где он работал последние годы жизни.

Большие монографии его, появлявшиеся в этот период главным образом в «Записках Академии Наук», обычно украшены таблицами великолепно исполненных рисунков.

Собственные рисунки Ковалевского не отличались особым изяществом. Но в это время в лице своего зятя профессора Шевякова А. О. находит прекрасного рисовальщика акварелью. Таковы, например, рисунки к «Études biologiques sur les Clepsines» («Биологические исследования клепсин»), вышедшим в 1897 г. и приводимым в этой книге.

Исследование анатомии и биологии пиявок А. О. начал с *Acanthobdella peledina* и *Archaeobdella Eismontii*. В 1896 г. появляется ряд его работ по этим пиявкам. *Acanthobdella* была открыта Кесслером еще в 1866 г. как паразит *Salmo salvelinus*; ее описал Ковалевский по консервированному материалу. Теперь он специально едет в Петрозаводск на Онежское озеро, добывает живой материал и дает новое описание. Эта форма оказалась примитивной: присутствие щетинок на переднем конце, хорошо развитая полость тела и другие признаки сближают ее с олигохетами. Вторая форма *Archaeobdella*, открытая и описанная раньше Гриммом, представляла также интерес отсутствием передней присоски. Но Ковалевский, исследовавший ее, нашел, что название, данное ей Гриммом, — *Archaeobdella*, или древняя пиявка, не соответствует ее действительному положению в системе. Эта форма оказалась близкой к *Nephelis*, типичной челюстной пиявке, а потеря присоски, несомненно, не древний, а новый признак, вторичное приспособление, так как она, живя на глубине 14—30 м, питается мелкими аннелидами.

Особенное значение имеют работы Ковалевского над пиявкой *Haementeria costata* Müller. Изучению этого вида он посвятил четыре коротких статьи на русском и французском языках (1898—1899) и две большие работы с многочисленными рисунками в красках («Étude biologique de l'*Haementeria costata* Müll.» и «Процесс оплодотворения у *Haementeria costata* Müll.») в «Записках Академии Наук» (1900—1901). У этой гермафродитной пиявки Ковалевский открыл крайне любопытный способ копуляции и оплодотворения. Он наблюдал, что у нее акт копуляции состоит в обмене сперматофорами между двумя

особями, у которых женские половые продукты еще не вполне созрели. При этом сперматофор приклеивается не к женскому, а к мужскому половому отверстию. Сперматофор прободает очень тонкую стенку особого кармана, в который открывается мужское половое отверстие, и сперматозоиды проникают в полость тела пиявки, а оттуда в матку, пробуравливая ее стенки. Множество сперматозоидов в это время поглощается фагоцитарными клетками так называемых цилио-фагоцитарных органов. Сходный способ копуляции и осеменения Ковалевский открыл и описал еще и у другой пиявки, а именно у *Helobdella algira*, паразитирующей на лягушках, у которой сперматофор приклеивается не к мужскому и не к женскому, а к особому отверстию между ними. Открытые Ковалевским несколько парадоксальные факты в области размножения пиявок произвели большое впечатление на зоологов и привлекли внимание к этой интересной группе животных.

Монография Ковалевского о *Haementeria costata*, помимо наблюдений над ее размножением, содержит весьма подробное описание ее анатомии и ряд интересных физиологических данных. Эта работа представляет образец биологической монографии определенного вида животных.

Одновременно с исследованиями пиявок Ковалевский изучал указанных выше моллюсков Черного и Мраморного морей.

Подвижность Ковалевского и в последний период его жизни была изумительна. В 1892 г. он ездил в Париж и на зоологическую станцию в Росков на Ламанше, в 1893—1894 гг. — в Крым и на Кавказ для исследования фаланг, тарантулов и скорпионов и на борьбу с филлоксерой. Весной и летом 1895 г. А. О. работал над органами выделения морских животных в Виллафранке, в сентябре снова был командирован Академией Наук на Лейденский зоологический конгресс, где Дюбуа делал доклад о своем открытии черепа и бедра питекантропа. А. О. использовал свою командировку для посещения интересных ему музеев, зоологических станций

и других учреждений Европы. В Вимре, около Булони, он работал у Жиара над органами выделения полихет на его зоологической станции.

Следующую командировку за границу А. О. совершил в феврале и марте 1899 г. В Гамбурге он присутствовал на собрании по поводу возвращения из кругосветного плавания немецкой глубоководной экспедиции «Вальдивии», руководимой лейпцигским профессором Хуном, делал доклад о *Haementeria* в Академии наук в Париже, был в Кембридже, где он получил звание доктора Кембриджского университета.

Руководство Севастопольской биологической станцией заставляло его постоянно посещать ее и проводить много времени в Крыму. Из Крыма ему уже не трудно было посетить Принцевы острова, морская фауна которых представляла для него особый интерес для сравнения ее с черноморской фауной. Представление о жизни А. О. на Принцевых островах дают его письма в 1900 г. (см. В. А. Догель, l. c., стр. 114—116). Из них мы видим, что он продолжал работать там с той же энергией, какую он проявлял в молодости. Он вставал рано, чтобы экскурсировать с 7 часов утра, драгировал в море, а там, где нельзя было применить драгу вследствие подводных скал, употреблял вместо нее особый «крест», которым ловили алжирские коральеры. Он искренно увлекался, находя новые формы то гигантских размеров моллюсков *Hedyle*, которых он в то время изучал, то гигантских черных кораллов, герардий, с «дивными» полипами, то новый вид *Chaetoderma*, принадлежащих к тем жолобобрюхим моллюскам, которыми он так заинтересовался еще, находя их у Алжирского побережья. Наконец, он уже совсем было получил командировку на Яву на биологическую станцию в Бейтензорг. У него был даже взят билет на пароход русского Добровольного флота, когда в ноябре 1901 г. он скончался от мозгового кровоизлияния, внезапно случившегося у него во время делового визита в кабинете министра народного просвещения.

О значении работ А. О. Ковалевского в зоологии и особенно в эмбриологии один из нас уже неоднократно высказывался в печати, но так как статьи эти разбросаны в различных изданиях,* постараемся вкратце сформулировать здесь основные наши выводы.

1) Неверно очень часто встречающееся в научной литературе мнение, что Ковалевский лишь распространил на беспозвоночных учение Бэра о зародышевых листах. Его заслуга не только количественная, но и качественная. Ковалевский влил в это учение новое содержание. Уже в развитии ланцетника он нашел ряд основных стадий развития, известных теперь под названием бластулы и гаструлы, подобной свободноплавающей личинке беспозвоночных. Ему удалось доказать и твердо установить, что бластоцель, полость бластулы, переходит не в полость кишечника, как думали раньше (и как это сперва утверждал, следуя за другими, И. И. Мечников), а в полость тела («первичную» — по дальнейшей терминологии), в то время как полость кишки — иная и образуется чаще всего посредством впячивания стенки бластулы. Ему удалось подтвердить эту схему теперь столь знакомых биологам последовательных ранних стадий развития на ряде таких же вначале прозрачных живых зародышей других животных (*Phoronis*, гребневики, сагитта, асцидии, иглокожие) и таким образом объединить этими общими фактами гораздо теснее и нагляднее разные типы и классы животного царства и сделать осязательнее эволюционную идею. Он сделал эти обобщения в своей докторской диссертации о *Phoronis* и в статье

* А. Д. Некрасов. «Александр Онуфриевич Ковалевский». Усп. совр. биол., 1940, т. XIII; Рецензия на книгу В. А. Догеля «А. О. Ковалевский». Сов. книга, 1946, № 6—7; «Александр Онуфриевич Ковалевский и его значение в мировой науке». Уч. зап. МГУ, в. 103: «Роль русской науки в развитии мировой культуры», т. 2, кн. 1; «А. О. Ковалевский и И. И. Мечников как основатели эволюционной сравнительной эмбриологии». Тр. Инст. истор. естеств. АН СССР, 1947.

(на немецком языке) о ланцетнике. Ковалевский пришел к представлению о зародышевых листах не на основании изучения литературных данных, а на основании своих собственных исследований, не перенося на ланцетника понятия о зародышевых листах позвоночных; наоборот, более позднее изучение им эмбриологии позвоночных лишь подтвердило обобщения, сделанные в работе о ланцетнике. Таким образом, Ковалевский, как мы уже указывали, обогатил эмбриологию поистине революционизирующими фактами о происхождении зародышевых листов, популяризированными потом теорией «гастреи» Геккеля. Он основал то, что Рей-Ланкестер в некрологе о А. О. Ковалевском назвал, может быть не очень удачно, «клеточной эмбриологией».* Учение о зародышевых листах надолго сохранилось не в форме учения Бэра, а в форме, которую оно получило у Ковалевского и осталось даже и после эпохи введения методики Фогта (1925) и более точного учения об эмбриональных участках яйца. Вот одно из оснований, на котором один из нас неоднократно предлагал эпоху с 1864 по 1874 год в эмбриологии назвать «периодом А. О. Ковалевского».

Достигнутые Ковалевским результаты быстро завоевали признание вследствие многих причин. Сюда надо отнести

---

* Рей-Ланкестер, живо помнивший впечатление, произведенное первыми работами Ковалевского, отмечает три этапа, которые прошла эмбриология после установления клеточной теории (основные работы Бэра он относит к более раннему периоду). Первый этап — работа Кёлликера о дроблении яиц каракатицы (1844), второй — работа Ремака (1855), в которой он следил за развитием тканей из эмбриональных клеток и за происхождением у позвоночных бэровских зародышевых листов и их производных. Но все это были результаты изучения отдельных стадий эмбрионального развития. Третий этап, по мнению Рей-Ланкестера, это работы Ковалевского, имевшие новую отправную точку, с которой все современники связывали его имя. Такой точкой было стремление представить эмбриональное развитие в виде целостного процесса, начиная от яйца до образования группы клеток, образующих впоследствии органы и ткани взрослого организма, т. е. зародышевых листов, и от зародышевых листов до взрослого организма.

необыкновенную точность его исследований и новую методику, которую он применял для получения непрерывного ряда эмбриологических стадий. Он добивался, чтобы морские формы, над которыми он работал, откладывали яйца у него в банках с морской водой, чтобы банки содержались в порядке и чтобы развитие яиц в них шло нормально. Всегда его техника исследования стояла на высоком уровне. Он применил одним из первых все новые методы фиксации, разрезов, заливки, инъекции, окраски и т. п. по мере того как они появлялись, иногда он и сам усовершенствовал их.

2) Неверно также часто повторяемое утверждение, что Ковалевский был прямым продолжателем Бэра и так же как Бэр стремился лишь установить «закономерности» эмбрионального развития.* До сих пор в русской литературе подчеркивалась главным образом идея преемственности между Бэром, с одной стороны, и Ковалевским и Мечниковым — с другой, между тем как дело обстояло по существу иначе. Ковалевский был создателем эволюционной сравнительной эмбриологии. Его исследования, воодушевленные дарвиновской идеей «единства» животного царства, разрушили учение о четырех изолированных друг от друга типах развития Бэра, разделявшего идеалистическое учение Кювье о четырех, не связанных друг с другом типах взрослых животных. Перегородки между типами впервые были разрушены именно Ковалевским, как правильно указал

* Так, эмбриолог П. П. Иванов в своей юбилейной статье о Ковалевском говорит, что «целью эмбриологических работ последнего было исследовать, как проявляются у различных животных те общие закономерности возникновения зачатка и организации зародыша, которые были установлены в 30-х годах К. Бэром для позвоночных, что он не искал в начале своей творческой деятельности в истории развития доказательств эволюции и что он был чистым эмбриологом, прямым продолжателем Бэра». (Разрядка везде наша. — *Авторы*. См. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, 1940, стр. 823—824.) Конечно, это все неверно, как мы подтвердим далее, говоря о Ковалевском как о дарвинисте.

Геккель, утверждая, что «теория типов Кювье и Бэра, составлявшая в течение более чем полвека и по настоящее время (т. е. в 1874 г. — *Авторы*) еще составляющая основу зоологической системы, стала неприемлемой благодаря успехам онтогении» (разрядка Геккеля).*

Чтобы понять, какой вклад в этом отношении сделал в науку Ковалевский, надо отметить, что Ч. Дарвин, который дал в «Происхождении видов» первую сводку эмбриологических фактов, доказывающих правильность идеи эволюции животных, должен был ограничиться указанием «замечаемого во многих классах значительного различия между зародышем и развитым животным при почти полном сходстве зародышей у всех представителей того же класса» (разрядка наша. — *Авторы*).** До Ковалевского общее в эмбриональном развитии видели только внутри отдельных типов и эмбриология в лице Бэра подтверждала это. Поэтому сам Дарвин в заключительной главе «Происхождения видов» на вопрос, от одной или многих первоначальных форм произошли современные животные, ответил, согласуя свои выводы с состоянием знаний, что животные происходят самое большее от четырех или пяти первоначальных форм*** (а растения от такого же или меньшего числа); за происхождение же от одного предка говорит, по его мнению, главным образом аналогия, из эмбриологических же доказательств только одно — зародышевый пузырек (ядро яйца) как общее начало всех организмов.****

Несомненно, что лично Дарвин склонялся к монофилии, а «Происхождение видов» в целом говорило за единство всего органического мира.

* См. Ф. Мюллер — Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Избранные работы. АН СССР, 1940, стр. 202.

** Под классом, иногда большим классом Дарвин подразумевал часто то, что сейчас называют обычно типом.

*** Сообразно принимаемым четырем типам Кювье.

**** Чарлз Дарвин. Соч., Изд. АН СССР, т. III. «Происхождение видов», стр. 663, 1939.

После Дарвина вопросы об отношении между онтогенезом и филогенезом и о значении эмбриологических фактов для филогенетических построений рассматривались Фрицем Мюллером в упомянутой уже нами книге «Für Darwin» и Геккелем в книге «Generelle Morphologie» (1866). Но и Ф. Мюллер в своем исследовании ограничился констатированием общего в эмбриональном развитии лишь в одном классе ракообразных, да и то не анализируя ранних стадий развития, предшествующих личиночным стадиям. Геккель же здесь выразил свой биогенетический закон в общей форме, не анализируя фактов. Лишь исследования А. О. Ковалевского опрокинули идеалистическое учение Кювье и Бэра о типах и разрушили перегородки между ними, доказав, сколько общего у всех типов *Metazoa* в эмбриональном развитии.

3) Неверно также еще недавно часто повторявшееся утверждение, будто бы Ковалевский работал под влиянием Геккеля.

Вот, например, как трактует значение Ковалевского гельсингфорский профессор Эрик Норденшильд в своей довольно полной «Истории биологии» (Die Geschichte der Biologie, 1926).

«Ветвь морфологии, особенно сильно развившаяся под влиянием эволюционного учения, была эмбриология. Биогенетический основной закон и из него [?] выведенные учения о зародышевых листах и о гастрее были применены к различным областям (знания) и дали толчок новым направлениям, в то время как новая микротехника дала возможность сделать отдельные открытия неожиданной важности. Эмбриология стала поэтому наиболее плодотворной из всех морфогенетических дисциплин, и обратила на себя внимание самых выдающихся исследователей своего времени.

Между этими представителями филогенетической эмбриологии можно привести только немногих из важнейших. В духе Геккеля (разрядка, как и дальше, наша. — *Авторы*) и очень прославленный им (?!) работал Александр Ковалевский, профессор и член Академии Наук в Петербурге. Его исследования о развитии асцидий

и сальп были богаты превосходными отдельными этюдами и то же можно сказать о его работе над развитием ланцетника, благодаря которой, наконец, онтогенез этого пресловутого животного сделался известным. Ковалевский был убежденным сторонником учения о зародышевых листах, теорию которых он развил дальше в своих статьях» (стр. 538—539).

Вот и все, что сказано у Норденшильда менее чем на полустраничке о значении Ковалевского. И любопытно, что Норденшильд, отводя 25 страниц Геккелю и его роли в мировой науке, несмотря на свое отрицательное в общем отношение к Геккелю и его теориям, считает, что «Антропогения» Геккеля (появившаяся в 1874 г.) и теория гастреи (тогда же) составляют его наибольшую заслугу и исторически ценный вклад. Норденшильд приводит в подтверждение этого слова, сказанные Бэром по другому поводу: «Ошибочные, но определенно высказанные общие выводы, вследствие поправок, поводом к которым они служили, и более острому наблюдению, которое они вызвали, почти всегда более полезны, чем осторожная сдержанность в этом отношении». Не возражая по существу против этой мысли Бэра и признавая за Геккелем его популяризаторский талант и его влияние на филогенетическое направление в эмбриологии после 1874 г., мы должны со всею решительностью отрицать утверждение Норденшильда, что Геккель и его идеи послужили толчком к развитию эмбриологии раньше 1874 г. (а мы видели, как много в этой области было уже сделано Ковалевским в 1864—1874 гг.). Неверно и следующее утверждение Норденшильда по отношению к приведенному периоду: «Богатый фактический материал, который в это время был собран в области эмбриологии, был в большинстве случаев предназначен, чтобы поддержать биогенетический основной закон, или теорию рекапитуляции, как ее также назвали, или применить эту теорию ко всем деталям эмбриологии, хотя бы это применение и было часто очень трудно» (l. с., стр. 527).

Норденшильд, таким образом, переворачивает шиворот-навыворот порядок фактов. По его мнению, геккелевский биогенетический основной закон и якобы «из него» вытекшее учение о зародышевых листах и учение о гастрее вызвали подъем эмбриологии и, в частности, эмбриологические работы А. О. Ковалевского, работавшего «в духе Геккеля». Это можно бы было сказать только о той части эмбриологии, которая создавалась после 1874 г. (после «Anthropogenie» и «Gastraeatheorie»), да и то не для работ Ковалевского, который продолжал свою линию. Действительно, как могли эти произведения Геккеля влиять на наиболее важные результаты работ Ковалевского за десятилетие 1864—1874 гг.?*

Что касается влияния самой идеи биогенетического закона, высказанного Геккелем позднее Ф. Мюллера (в «Generelle Morphologie»), в 1866 г., то мы не видим ни в научных работах, ни в письмах Ковалевского и следа такого влияния. О своих научных открытиях Ковалевский писал не Геккелю, а Дарвину. Правильнее сказать, что он работал «в духе Дарвина», с такою же страстной искренностью отыскивая научную истину и с такою же строгостью относясь к своим выводам.

Расцвет эволюционной эмбриологии начался много раньше того, как Геккель «дал толчок» своей теорией гастреи. Как мы указывали, А. О. Ковалевский еще за семь лет до ее появления дал основные выводы общих закономерностей развития, в том числе и теорию зародышевых листов в своих работах о форонис и ланцетнике, и, наконец, в 1871 г. в блестящей работе о червях и членистоногих Ковалевский первый указал, что гомологию эмбриологических данных, основанную на

* Очень любопытная деталь. В подробной литературе источников, приложенной к книге Норденшильда, почти всегда указываются годы появления той или другой важной работы. Против же фамилии Ковалевского (l. с., стр. 638) есть лишь ссылка без всяких дат на статьи в «Записках Петербургской Академии Наук». Надо думать, что автор не поинтересовался даже годами появления работ Ковалевского и последовательность событий для него исчезла.

эволюционном принципе, можно проводить не только внутри типа, но и у разных типов.

К 1874 г. Ковалевским и Мечниковым были заложены основы эволюционной эмбриологии. Ковалевский и Мечников предприняли новую обширную ревизию эмбриологии беспозвоночных, стремясь исследовать представителей всех классов и у всех их найти непрерывную цепь фаз развития от яйца до взрослого, и уже исследовали к этому времени эмбриологию ланцетника, асцидий, иглокожих, кишечнополостных, червей, червеобразных и членистоногих. Не Ковалевский работал под влиянием Геккеля, а Геккель пропагандировал выводы работ Ковалевского, без знакомства с исследованиями которого он, конечно, и не мог бы создать своей «Gastraeatheorie».

Геккель, собственно, и не отрицал значения работ Ковалевского, но, влюбленный в себя, он сумел в своих теоретических построениях, которым он придал легко запоминаемую схематическую форму, так выдвинуть себя и свои идеи и вставить такие пренебрежительные замечания по адресу других ученых, в том числе даже по адресу Ковалевского и Дарвина, что, как могли подумать неопытные читатели, все дело было в гении Геккеля. И так как произведения Геккеля пользовались огромным распространением, то лишь немногие специалисты, современники А. Ковалевского, знакомые с его подлинными работами (например, Рей-Ланкестер, Гатчек, Гегенбаур и др.), оценили своевременно исследования и выводы Ковалевского.

Еще одно замечание. Конечно, Норденшильд прав, говоря о значении развития микротехники в это время, и мы уже указывали, что многие из открытий Ковалевского связаны с его передовой микротехникой.

Однако не нужно и преувеличивать ее роль. Не надо забывать, что первые и наиболее неожиданные и важные факты истории развития ланцетника, форонис и асцидий были открыты Ковалевским еще на живых объектах и без применения новой методики.

Собственные исследования Геккеля в области онтогенеза животных были незначительны. Но Геккель использовал эмбриологический материал, собранный А. О. Ковалевским, дав наглядный пример, как можно построить на основании таких эмбриологических исследований генеалогию или филогению животного царства, как можно представить филогенетическую историю человека («Anthropogenie») и какие могли быть предки всех многоклеточных животных («теория гастреи»). Конечно, эти сочинения Геккеля вызвали новый прилив работников к эмбриологии, основной целью которых сделалось построение филогении и определение филогенетических отношений в животном царстве.

Но и с 1874 г., как мы видели, Ковалевский продолжал далее и далее расширять поле своих эмбриональных исследований (кишечнополостные, плеченогие, хитоны, денталиум, скорпион, *Muscidae*). И в этот «геккелевский период» влияние Ковалевского продолжало оставаться огромным. Его работы служили образцом и примером для других исследователей. Четыре последних десятилетия XIX века проходят под знаком огромного развития описательной и сравнительной эволюционной эмбриологии как на Западе, так и у нас. В самом деле, кто из русских зоологов того времени не увлекался эмбриологией? Напомним о блестящей плеяде: Ковалевский, Мечников, Заленский, Бобрецкий, Шимкевич, Коротнев, Ульянин, Ганин, Тихомиров, Зограф, Переяславцева, Холодковский, Бучинский, Остроумов, Лебединский, Шевяков, Фаусек и другие.

Мы видели также, что в 80-х годах Ковалевский, как и Мечников, уже оставляет область описательной эмбриологии и переходит на новую дорогу экспериментальной зоологии. Ковалевский, в частности, взялся за экспериментальное изучение выделительных и фагоцитарных органов. Плодом его деятельности, особенно в Петербурге, было создание русской школы экспериментальной зоологии. Давыдов, Метальников, Насонов, Суслов, Шнейдер, Головин и многие другие видные

зоологи начинали свою научную деятельность с исследования фагоцитарных органов, многие под непосредственным руководством самого Александра Онуфриевича.

Мысль, что именно Геккель «создал», если так можно выразиться, Ковалевского, стала одной из тех «легенд» в истории науки, которая пользовалась широким распространением. Другой пример такой недооценки Ковалевского мы находим в английской «Краткой истории биологии» Чарлза Зингера («A short History of Biology», Оксфорд, 1931). Вот что мы читаем у него: «Взгляды Фрица Мюллера о рекапитуляции предков привлекли Геккеля и возбудили в нем энтузиазм к эмбриологии. За ними (?) последовала серия великолепных исследований из лаборатории Геккеля (?) Александра Ковалевского (1840—1901), работы которого о развитии ланцетника (1866—1877) и *Tunicata* (1866—1871) были самыми замечательными в эмбриологической литературе. Они в значительной степени определили общее систематическое положение позвоночных» (стр. 474). Так пишется история о русских ученых! Не говоря уже об очень узком определении Зингером значения эмбриологических работ Ковалевского, из которых, повидимому, Зингер знает только работы о ланцетнике и *Tunicata*,* мы должны еще раз подчеркнуть, что А. О. Ковалевский не только никогда не работал в лаборатории Геккеля,** но и что нельзя установить никакого влия-

---

* Так как Зингер говорит далее, что стадии бластулы и гаструлы, найденные Ковалевским у ланцетника и асцидий, были усмотрены другими наблюдателями в раннем развитии многих организмов, не относящихся к хордовым (l. c., стр. 483).

** Работы Ковалевского «вышли не из лаборатории Геккеля, а из рассеянных всюду лабораторий Ковалевского, и не только из лабораторий Петербурга, Казани, Киева и Одессы, но и из походных лабораторий в комнате на Санта Лючии в Неаполе, на судне алжирских кораллеров, из лаборатории в арабской палатке на Красном море, из лаборатории на основанной им Севастопольской станции, из временной лаборатории на Принцевых островах. Наоборот, правильнее было бы сказать, что теория гастреи выросла из фактов, добытых

ния на него Геккеля и его работ. Ковалевский шел своей самостоятельной дорогой.

Как могло случиться, что так ошибочно трактовали * взаимоотношения идей и трудов Ковалевского и Геккеля не только иностранные авторы, но и русские ученые специалисты (эмбриолог П. П. Иванов и дарвинист И. И. Ежиков)?** Несомненно, что причина заключалась в очень быстром росте техники микроскопического исследования. Объекты, изученные Ковалевским первым, часто только на живых зародышах или только самыми еще несовершенными методами разрезов, позднее часто переисследовались с помощью улучшенной техники другими эмбриологами: вносились коррективы, и первые рисунки Ковалевского, в свое время бывшие часто откровением по новизне фактов, но не отличавшиеся особыми художественными достоинствами, скоро исчезли из общих сводок по эмбриологии, заменившись не всегда даже лучшими рисунками других исследователей, и только по эмбриологии таких редких объектов, как плеченогие, рисунки Ковалевского до сего времени приводятся в учебниках. Позднейшие эмбриологи, таким образом, знакомились с эмбриологией интересовавших их животных, не прибегая к якобы «устаревшим» работам Ковалевского.

Охарактеризуем в заключение Ковалевского как дарвиниста. Вопреки приведенному выше мнению П. П. Иванова, А. О. Ковалевский вне всякого сомнения был последовательным дарвинистом во все время своей научной деятельности. Уже в своей первой русской диссертации о ланцетнике

в «лабораториях» Ковалевского и без них не могла бы возникнуть» (А. Д. Некрасов. «Александр Онуфриевич Ковалевский». Усп. совр. биол., т. 13, в. 3, 1940, стр. 551).

* Ошибки этих авторов нельзя извинить даже незнанием ими русского языка, ибо русские эмбриологические работы Ковалевского обстоятельно излагались им на немецком или французском языках.

** См.: А. Д. Некрасов. «А. О. Ковалевский и его значение в мировой науке». Уч. зап. МГУ, в. 103, т. 2, кн. 1, 1946, стр. 72.

1865 г. Ковалевский писал: «Изменения животного мира могли бы итти. . . только тем же путем естественного отбора. . . Я не вижу причины, почему бы изменения могли происходить иначе, чем это принимает Дарвин, а вследствие других оснований» (стр. 40—41). Ковалевский оставался убежденным дарвинистом и впоследствии, во время своей профессорской жизни, как показывает его первая вступительная лекция в Одесском университете, так смутившая профессора богословия, согласно рассказу И. М. Сеченова, и как показывает его речь «Памяти Дарвина», произнесенная на VII Съезде русских естествоиспытателей и врачей в Одессе в 1883 г.

Дарвинизмом определялся и выбор им объектов исследования. Он всегда стремился взять себе наиболее трудные, но, в случае удачи, и наиболее благодарные задачи. Он старался исследовать развитие (и анатомию) таких форм и групп, положение которых в системе было наиболее спорно, или таких, где он мог надеяться и нередко находил разгадку филогенетического происхождения группы. Отсюда его любовь к «примитивным», переходным и даже «уклоняющимся» формам. Что действительно оценка им значения исследованных им фактов производилась с точки зрения дарвиниста, красноречиво показывает заключительное рассуждение в работе об эмбриологическом развитии червей и членистоногих, приведенное нами выше.

Правда, Ковалевский явно предпочитал оставаться на почве строго проверенных фактов, не пускаясь в отвлеченные рассуждения, и любил, чтобы факты сами за себя говорили. Однако было бы неправильно думать, что Ковалевский как ученый представлял собою эмпирика, игнорирующего общие философско-теоретические основы естествознания. Недаром он выбрал себе указанный выше девиз. Еще в ранней молодости, в 60-х годах, он воспринял твердые прогрессивные убеждения и остался им верен до конца своих дней. Ковалевский весьма чутко реагировал на все новые течения в сфере философии и общей методологии естествознания, что нашло свое отра-

жение в его письмах. В этом отношении чрезвычайно характерно его письмо к К. А. Тимирязеву от 29 декабря 1894 г. по поводу статьи последнего в защиту материалистических позиций против наступления витализма. Вот что писал А. О. в этом письме: «Премного Вам благодарен за Вашу речь «Витализм и наука»; не могу Вам не выразить моего глубочайшего сочувствия. Я помню, с какою печалью, даже просто стыдом я слушал в прошлом году пресловутую речь Бородина [профессора ботаники, пропагандировавшего витализм. — *Авторы*] и помню, с каким ужасом увидел, что она встречается громом аплодисментов. . .

Речи Московского съезда меня успокоили; есть же, думалось мне, в сердце России люди одинакового со мной мнения, а Ваша, ныне напечатанная речь доказывает, что есть и блестящие защитники здравого и научного направления. Примите еще раз мою сердечную благодарность и уверения глубочайшего уважения».

ПРИМЕЧАНИЯ*

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ *AMPHIOXUS LANCEOLATUS*

1. Мы не даем здесь первой работы А. О. Ковалевского над развитием ланцетника, появившейся на русском языке в 1865 г. и послужившей ему магистерской диссертацией, так как Ковалевский, повидимому, смотрел на нее как на предварительную работу, которой он хотел придать более законченный вид, сильно ее расширив и дополнив новыми исследованиями того же объекта. Об объеме и содержании диссертации см. в статье Некрасова и Артемова (стр. *549*). Какое значение имела для науки поставленная нами первой его расширенная работа, напечатанная в «Мемуарах Академии Наук», показывают следующие слова Гатчека в его статье 1881 г. по развитию ланцетника: «Исследования Ковалевского истории развития *Amphioxus*, которые были обнародованы в 1867 г., возбудили тогда живейший интерес зоологов. Мы можем назвать эту работу началом новой эпохи в сравнительной анатомии, эпохи, которая была ею основана и так могуче продвинута вперед дальнейшими обширными исследованиями Ковалевского, что, даже можно сказать, создана ими одними». 7.

2. Эта работа Ковалевского была сделана исключительно на живом материале. При рассматривании яйца ланцетника в живом виде ядро его («зародышевый пузырек») в стадии покоя прекрасно видно. Во время же деления созревания ядерные элементы на живых яйцах совершенно незаметны. Поэтому наблюдателю действительно кажется, что ядро исчезло. В 60-х годах XIX века вопрос о происхождении ядра зрелого яйца и исчезании зародышевого пузырька решался различно. Одни утверждали, на основании своих наблюдений, что зародышевый пузырек исчезает и действительно заменяется новым ядром. Другие отрицали исчезновение и верили, что зародышевый пузырек дает тем или другим способом ядра дробящихся клеток. А. О. Ковалевский и другой, столь же осторожный

* Цифра, стоящая в конце каждого примечания, указывает страницу, к которой оно относится.

и вдумчивый исследователь, Эдуард ван-Бенеден, правильно не доверяли глазам своим и допускали, что исчезновение зародышевого пузырька лишь кажущееся. *8*.

3. Позднейшие исследования показали, что эта так называемая «первичная» полость тела заменяется у позвоночных, ланцетника и многих высших беспозвоночных «вторичной» полостью тела между двумя листами мезодермы. Эта ошибка позднее была исправлена самим Ковалевским в его работе «К истории развития *Amphioxus lanceolatus*» (Зап. Киевск. общ. естествоисп., 1, в. 3, 1870, стр. 327—338). *12*.

4. В настоящее время эту стадию двуслойного зародыша называют не «личинкой», а «гаструлой» (термин предложен Геккелем). *12*.

5. Позднейшие исследования внесли здесь некоторые поправки. Не у всех перечисленных Ковалевским форм бластопор («отверстие впячивания») переходит в анус. У некоторых, например у *Limnaeus*, оно становится ротовым отверстием, а анальное отверстие образуется в другом месте. У ланцетника же оно переходит в так называемый невроэнтерический канал, а анальное образуется заново. И эта ошибка была исправлена самим Ковалевским в указанной в примечании 3 работе 1870 г. *13*.

6. Асцидии тогда причислялись к моллюскам. История развития асцидий, изученная Ковалевским, помогла правильно определить их место в системе. *14*.

7. Весь этот абзац, в котором устанавливается впервые у разных типов животных постоянство стадий бластулы и гаструлы, является чрезвычайно важным: здесь закладываются основы эволюционной сравнительной эмбриологии и разрушаются старые представления об отсутствии связи между типами. *14*.

8. В этом абзаце, в котором описывается закладка основных органов ланцетника, поражает, как много сумел увидеть Ковалевский, рассматривая зародышей лишь живыми. Разрезы, приведенные на таблицах, — не действительные разрезы, но лишь оптические. Много позднее, на сериях разрезов фиксированных объектов, Гатчеку удалось правильно определить происхождение каждого из указанных органов ланцетника. *15*.

9. Здесь речь идет о так называемой мерцательной ямке Гатчека, образующейся, согласно последующим исследованиям, из левого головного целома. *16*.

10. Это отверстие принято называть сейчас «невропором». Следует отметить здесь точность и тонкость наблюдений Ковалевского и правильность интерпретации того, как образуется невропор. *16*.

11. Рот образуется на самом деле на левой стороне головы. Возможно, что Ковалевский, говоря о правой стороне, подразумевал «при рассмотрении личинки снизу» (см. прим. 15). *16*.

12. Жаберные щели переходят постепенно на правую сторону головы, противоположную ротовому отверстию. *19.*

13. Мешок из самой частой шелковой ткани был впервые применен для лова микроскопических морских животных Иоганнесом Мюллером и получил название мюллеровской сетки. *19.*

14. Первая железа, согласно позднейшим исследованиям, представляет зачаток эндостиля, вторая — так называемую колбовидную железу. *20.*

15. Если ротовое отверстие, по словам Ковалевского, при рассматривании снизу, лежит справа, то это значит, что оно расположено на левой стороне головного конца. *21.*

16. Ковалевский часто употребляет для нижнего зародышевого листа (эндодермы) бэровские термины — «кишечножелезистый» или «вегетативный» зародышевый лист. *25.*

17. Осторожность, с которой Ковалевский «группирует» здесь факты, вполне оправдалась, так как взгляды Гиса, которые он здесь цитирует о происхождении среднего зародышевого листа и к которым он примыкает, оказались совершенно ошибочными, в чем Ковалевский очень скоро убедился сам, предприняв переисследование этого вопроса (см. его работу 1870 г., где он полностью отрекается от взглядов Гиса). Но следует отметить, что гомология двух первых зародышевых листов (эктодермы и эндодермы) у разных животных была проведена правильно. Более того, правильно было указано им на два типа их образования: на впячивание и расщепление, что, кстати сказать, помешало ему развить столь прославившую Геккеля и в то же время столь грубо схематичную теорию, как теория гастреи. *26.*

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПРОСТЫХ АСЦИДИЙ

18. Мы печатаем эту работу А. О. Ковалевского после работы о развитии ланцетника, хотя хронологически она появилась немного раньше в 1866 г., а работа о ланцетнике — в 1867 г.), потому что поразительные выводы, к которым приходит здесь автор (о родстве асцидий с позвоночными), в значительной мере основаны на сравнении развития асцидий с развитием ланцетника, которое он изучил раньше, что мог бы упустить из виду читатель, впервые знакомящийся по нашему сборнику с работами Ковалевского. В целях экономии места мы не напечатали его ранней диссертации о развитии ланцетника (см. стр. 532). *41.*

19. Характерно для Ковалевского, что он во введении так и не раскрывает содержания своего открытия, которое «превзошло все его ожидания». О впечатлении, которое его открытия производили на самых вы-

дающихся натуралистов того времени, дают понятие следующие строки из письма его брата Владимира к нему от 27 декабря 1871 г.: «Геккель мне рассказывал, что, когда Гегенбаур получил твою работу об асцидиях, он проходил в волнении целую ночь, не ложась в постель» (см. С. Я. Штрайх. Из переписки братьев Ковалевских. «Сов. наука», № 7, стр. 118). *42.*

20. В подлиннике вместо «*Phoronis*» везде ошибочно пишется «*Phoronix*». *46.*

21. Теперь никто, конечно, не отнесет *Phoronis* к роду *Sipunculus*— представителю другого класса червей, у которого своя личинка — трохофора. Из актинотрохи же действительно, как указал Ковалевский в своей докторской диссертации, развиваются формы, относящиеся к роду *Phoronis*. *46.*

22. В немецком подлиннике Ковалевский везде пишет фамилию Гегенбаура «Gegenbauer» вместо «Gegenbaur». *47.*

23. В отношении *Limnaeus* Ковалевский, вероятно опираясь на Леребуле, ошибается, так как у этого моллюска бластопор переходит в рот. То же можно сказать и о *Phoronis*. *47.*

24. Позднейшие исследования показали, что бластопор у асцидий (отверстие впячивания) переходит в невроэнтерический канал, а потом замыкается совсем (см. вторую работу Ковалевского о развитии простых асцидий, стр. 79 настоящей книги), а анальное отверстие образуется на гораздо более поздней стадии. *55.*

25. Довольно распространено мнение, что Ковалевский почти совсем не делал сам обобщений из наблюденных им фактов и открытий. Ближайшие страницы текста показывают, что это не так. Ковалевский доказывает, что развитие асцидий протекает сперва, в главных чертах, как развитие позвоночных (развитие нервной трубки из нервных валиков, взаимное положение нервной и кишечной трубок и гомология хорды хвоста личинки асцидии с хордой ланцетника). *56.*

26. Тело аппендикулярий разделяется на туловище, формой своей напоминающее головку молотка, и хвост, представляющий ручку молотка, но способный изгибаться подобно вымпелу. Отсюда названия, употреблявшиеся Ковалевским и И. Мюллером. *57.*

27. Речь идет, вероятно, о статье Кёлликера «О дарвиновской теории творения», появившейся в Zschr. f. wiss Zoll., Bd. 14, 1864, где Кёлликер в своей теории «гетерогенного размножения» высказывает предположение, что зародышу млекопитающего достаточно сделать лишь небольшой шаг в том или другом направлении при его развитии, чтобы произвести совсем другую форму, имеющую более крупный череп, больше мозга и т. д. Кстати сказать, эта теория Кёлликера была сильно раскритикована Гёксли, другом Дарвина. *59.*

28. Перикардий у асцидий возникает, как правильно предположил Ковалевский, в виде выступа вентральной стенки жаберной части кишечного канала (где так называемая глотка переходит в пищевод): он отшнуровывается от глотки в форме пузырька. Дорзальная стенка перикардия, обращенная к глотке, образует глубоко вдающуюся в его полость складку, в которую проникает жидкость первичной полости тела. Эта складка и образует, таким образом, внутри перикардия мешочек — сердце. *61.*

ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО РАЗВИТИЮ ПРОСТЫХ АСЦИДИЙ

29. Testazellen — буквально клетки черепицы (так как testa по латыни значит черепица), т. е. клетки, одевающие, как черепицами, яйцо. П. П. Иванов переводит этот термин: «тестальные клетки», или «каллимоциты». Мы предпочли оставить термин оригинала. *81.*

30. В настоящее время этот вопрос переисследован О. Б. Лепешинской (см. книгу «Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме», М., 1950). *83.*

31. Нижний лист до введения термина «эндодерма» обычно называли «кишечножелезистым» (см. прим. 16). *88.*

32. Здесь Ковалевский продолжает укреплять основы сравнительной эмбриологии, устанавливая гомологию зародышевых листов у асцидий и позвоночных. *89.*

33. В критике Купфера и Мечникова Ковалевский был прав. *91.*

34. Ковалевский противополагает здесь уже сформировавшуюся асцидию личинке. *106.*

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЧЕРВЕЙ И ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Введение

35. Эта работа А. О. Ковалевского значительно отличается от предыдущих техникой эмбриологического исследования. Помимо изучения живых объектов, А. О. Ковалевский пользуется здесь методом гистологических срезов. *124.*

36. Приведенные в абзаце замечания об эмбриологии пиявок *Clepsine* и *Nephelis*, мухи и ракообразных, которым не отведено отдельных глав в этой работе, свидетельствуют о типичном для Ковалевского широком охвате материала. Как он писал Мечникову в 1868 г., он всегда «работал над самым разнообразным материалом и чего не мог видеть у одних, видел у других» (см. стр. 565). И в других работах А. О. Ковалевского мы часто находим ссылки на те или другие черты эмбрионального развития

животных, которые не составили предмета его особых трудов, но с развитием которых он лично познакомился. *124.*

Материалы по истории развития червей

37. Донкастер (L. Donkaster) в позднейшей работе (Quart. Journ. of Micr. Sci., v. 46, 1902) о развитии сагитты подробно указал, как от общей целомической полости туловища отделяются сперва головной, потом хвостовой целóм. *133.*

38. *Euaxes* в настоящее время называется *Rhynchelmis.* Из позднейших работ над эмбриологией этого червя отметим работу русского ученого П. Г. Светлова «Ранние стадии развития *Rhynchelmis limosella* Hoffmstr». (Изв. Биол. н.-и. инст. при Пермск. ун-те). *139.*

39. «Два ядра», которые видел Ковалевский, по всей вероятности, были мужское и женское ядра во время процесса оплодотворения. Такие же два ядра видел в 1850 г. в живых яйцах *Limax* русский зоолог Варнек. Лишь в 1875 г. и позднее цитологические процессы созревания и оплодотворения были описаны и указано значение ядер. *140.*

40. Яйца многих беспозвоночных (олигохеты, пиявки, моллюски) откладываются на стадии первого деления созревания. Поэтому на живых яйцах в это время ядра не видно. *140.*

41. Это светлое пятно, не скрывшееся от острого наблюдения А. О. Ковалевского, скопление особой полярной плазмы, было, однако, открыто еще до него на яйцах пиявок Робеном. *140.*

42. Интересно, что Ковалевский описывает здесь анафазу кариокинеза; «зернистые скопления» — это, конечно, хромосомы. Фазы кариокинеза были открыты и описаны позднее, через три года, русским ботаником И. Д. Чистяковым и другими. *141.*

43. Ковалевский здесь не точен. Позднейшие работы показали, что у *Euaxes* каждый из четырех макромеров отделяет по одному микромеру; так же идет и отделение второго квартета микромеров. *141.*

44. «С большим шаром», т. е. с шаром *f*. *142.*

45. Т. е. через стадию, несколько более позднюю, чем стадия рис. 8. В подлиннике опечатка: вместо *g* стоит *f*. *142.*

46. Вот что говорит по этому поводу Гуго Эйзиг (Hugo Eisig), автор известной монографии капителлид («Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden», Mitt. Zool. Station, Neapel, Bd. 13, 1899): «По отношению к двойной закладке мезобласта у кольчатых червей я должен упомянуть прежде всего очень давнишние, но ставшие основными для современной эмбриологии исследования Ковалевского: согласно этому автору образование мезодермы у *Euaxes* (*Rhynchelmis*) начинается из двух разных зачатков, как и у *Capitella*». *144.*

47. Это и иллюстрируется рис. 23 табл. V, на который Ковалевский здесь не ссылается. *148.*

48. Большинство авторов (Земпер и позднее Гатчек, Гётте и Заленский) производили мешки щетинок из мезодермы. Берг же подтвердил своими исследованиями аннелид правильность мысли Ковалевского. *150.*

49. Берг (Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890) почти через двадцать лет подтвердил у *Lumbricus* то, что Ковалевский нашел у *Tubifex* (3 первичных клетки-телобласты, а потом 5 на заднем конце каждой из зародышевых полосок), а через 53 года Пеннерс (A. Penners, Zschr. Jahrb. Abt. Anat. und Ont. der Tiere, Bd. 45, 1924) приводит из Ковалевского цитату — абзац, к которому относится это примечание — «ради ее исторической важности» и высказывает сожаление, что на данные Ковалевского эмбриологи, за исключением Берга, не обратили внимания. Отметим, что описания Ковалевского развития зародышевой полоски вполне совпадают с более поздними наблюдениями Пеннерса. *152.*

50. Ранние стадии развития *Lumbricidae* исследованы также П. Г. Светловым («Исследования над развитием дождевых червей». Тр. Особой зоол. лабор. и Севаст. биол. станции АН СССР, серия II, № 13, 1928). Особенно интересно «дуэтное» дробление, установленное Светловым для *Bimastus constrictus* R. Макромеры *A* и *B* не принимают участия в дроблении (*B* делится только один раз, а *A* не делится), служа осморегулятором при дальнейшем дроблении *C* и *D*. Таким образом, вместо обычных четверок (квартетов) микромеров, отделяемых всеми четырьмя макромерами, отделяются только двойки (дуэты) от *C* и *D* ради своеобразного эмбрионального приспособления («Изв. Пермск. унив.», т. I, 1923). *153.*

51. Замечательное обобщение Ковалевского, позволившее Геккелю сконструировать свою теорию гастреи. Однако Ковалевский не считал, чтобы какой-нибудь из этих процессов был филогенетически древнее. Он скорее склонен был их рассматривать как один и тот же процесс, варьирующий в зависимости от быстроты размножения клеток каждого листа.

Нам кажется, что этот взгляд Ковалевского, проводящего гомологию, несмотря на различие способов становления гаструлы, находит очень интересное подтверждение у другого позднейшего русского классика-эмбриолога — Д. П. Филатова. Последний в своей посмертной статье (Журн. общ. биол., т. IV, № 1, 1943) выставил как важнейший вывод, к которому пришла экспериментальная эмбриология, следующее положение: «Взрослые формы органа более консервативны, чем способы их становления». Этот вывод заставляет нас с особенной осторожностью относиться к филогенетическим построениям, основанным на разнице только «способов становлений». Не пора ли пере-

смотреть некоторые филогении? Имеет ли, например, действительно глубокое филогенетическое значение вопрос о том, переходит ли бластопор в рот или в анальное отверстие и т. д. *163*.

52. См. об этом статью Ковалевского «Дальнейшие исследования простых асцидий». Ковалевский в этом и в следующем абзацах, повидимому, пользуется случаем возможно скорее исправить свои прежние ошибки, пока этого не сделали за него другие. Не забудем, что «Embr. Studien an Würmern und Arthropoden» были представлены им в Академию Наук 18 ноября 1869 г., т. е. значительно раньше его немецкой работы «Weitere Studien u. s. w.», и только задержкой печатания в русском издании объясняется появление обеих работ в одном году. Вот объяснение для некоторых «скачков мысли», в которых его винил Геккель. *165*.

53. Асцидии тогда относились к моллюскам. *166*.

Материалы по истории развития членистоногих

54. Ян Гиршлер (Jan Hirschler), давший довольно полную историю развития жука *Donacia crassipes*, вот что говорит в своей работе (Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 32, 1909) об этой части статьи Ковалевского: «Исследования Ковалевского, которые, как всеми признано, должны считаться пролагавшими новые пути, дали нам драгоценные данные по онтогении *Coleoptera* (*Hydrophilus*). Здесь впервые развитие нижнего листа правильно понимается как гаструляционный процесс, здесь была высказана так называемая «гипотеза разрыва», нами понимаемая как полярное положение эндодермы. Хотя наши воззрения о развитии зародышевого листа до известной степени изменились со временем, однако часть данных Ковалевского осталась непоколебленной, так как ряд исследователей мог доказать полярно лежащие скопления эндодермы у разных групп насекомых». *166*.

55. Здесь именно Ковалевский устанавливает столь характерные для насекомых полярные скопления эндодермы. *170*.

56. Таким образом, Ковалевский устанавливает образование второго (нижнего) листа посредством «желобообразной» гаструляции. Согласно другим исследователям, начиная с Грабера, гаструляция дает начало только мезодерме, эндодерма же образуется из желточных клеток (по одним) или из эктодермы (по другим). См. далее. *171*.

57. Эту не очень ясную фразу, повидимому, надо понимать так: «второй» лист — это то, что можно назвать первичной эндодермой, или мезоэндодермой, когда еще не образовался средний зародышевый лист. Когда же он разделился на мезодерму и эндодерму, большинство клеток отойдет именно в м е з о д е р м у: поэтому второй лист и перейдет

в образование главным образом мускульного листа, т. е. даст материал более всего для мезодермы. *172.*

58. Таким образом, согласно Ковалевскому, не мезодерма отделяется от первичного нижнего листа, но эндодерма отщепляется снизу от клеток, подстилающих боковые полости. Этот кишечножелезистый лист, как и находящийся над ним кишечноволокнистый лист, разрастается к средней линии тела, пока не покроет совершенно желток. Ковалевский не остановил своего внимания в этом исследовании эмбрионального развития водолюба на желточных ядрах и желточных клетках; между тем некоторые позднейшие исследователи их не только констатировали, но и приписывали им главную роль в образовании эндодермы, «второй» же. или нижний, лист Ковалевского, по их мнению, дает только мезодерму. Однако было немало и сторонников взглядов Ковалевского на происхождение зародышевых листов у насекомых. *180.*

59. Итак, мы видим, что в развитии пчелы Ковалевский очень хорошо усмотрел желточные клетки. Однако он все же не считал их образованиями эндодермы: любопытно, что он рассматривал их как своего рода блуждающих фагоцитов, содействующих потреблению и разжижению желтка и затем гибнущих. *193.*

60. Таким образом происхождение истинной эндодермы Ковалевский относит как у бабочек, так и у водолюба и пчелы на довольно позднюю стадию, когда из общего зачатка — «нижнего» листа — бо́льшая часть клеток идет на образование мезодермы и лишь небольшая на образование собственно эндодермы.

Разногласие в вопросе о происхождении эндодермы у насекомых основывается не столько на различиях в фактическом материале, сколько на толковании явлений. Нам кажется, что наиболее ясно проблема изложена у Швангарта (Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1904) и в современном учебнике энтомологии Иммса (A. D. Imms. A general Textbook of Entomology, Ed. III, 1934).

О возникновении эпителия средней кишки (по терминологии Ковалевского — кишечножелезистого листа) *Pterygota* существуют, говорит Швангарт, три взгляда, которые все согласны в одном. Эпителий средней кишки развивается из двух больших клеточных полосок, проходящих в продольном направлении и связывающих слепой внутренний конец зачатка передней кишки (стомодеума) с таким же зачатком задней кишки (проктодеума). Обе эти клеточные полоски приобретают в ходе дальнейшего развития связь друг с другом, сперва вентрально, потом дорзально, обрастая внутреннюю массу желтка. Образованная таким образом трубка становится внутренним слоем, эпителием средней кишки. «Нижний лист» возникает благодаря процессу впячивания или врастания вытянутого в длину первичного рта; он проникает от места своей закладки (на всем

протяжении будущих полосок средней кишки) в обе стороны, вклиниваясь между эктодермой и желточными клетками под зародышевой полоской.

В боковых частях ввернувшегося материала развиваются целомы и из них образуются парные зачатки кишечноволокнистого листа (две узкие полоски цилиндрических клеток). Края их, обращенные к желтку, и дают клеточные полоски — зачатки эпителия средней кишки. Таково то общее, что признается всеми. Далее идут разногласия. Швангарт делит различные взгляды на три группы:

1) По мнению одних, только желточные клетки переходят в клетки эпителия средней кишки и дают вторичную эндодерму, весь же нижний лист дает мезодерму (Дорн, Бальфур, Гертвиг, Уилл, Бобрецкий, Тихомиров и др.).

2) По мнению других, желточные клетки — абортивные клетки, служащие для разжижения питательного желтка. Боковые клеточные полоски развиваются из нижнего листа, а боковые части нижнего листа и дают эндодерму, эпителий средней кишки (Ковалевский, по которому нижний лист равен эндомезодерме, Грасси, Бючли, Гейдер, Эшерих).

Зачатки эндодермы появляются в виде двух отдельных групп. Одна — на переднем конце эмбриона, другая — на заднем конце его. Эти закладки сдвигаются в глубину во время образования стомодеума и проктодеума. Каждый из зачатков дихотомически делится на две боковые клеточные полоски, которые растут навстречу друг к другу, пока не сольются.

Позднее Ковалевский предположил, что у *Musca* медианная часть нижнего листа доставляет материал для образования эндодермы, а боковые — мезодермы, что подтвердили Бючли и Эшерих у *Muscidae* и что облегчило Ковалевскому попытку провести гомологию с развитием листов у *Sagitta*.

3) Наконец, по мнению третьих, настоящую эндодерму дают желточные клетки, но они скоро гибнут. Гаструляция же дает начало мезодерме. Кишка (средняя) образуется из двух зачатков — стомодеума и проктодеума, но это — эктодерма, и, следовательно, у насекомых вся кишка — эктодермического происхождения (Витлацил, Ральсто, Фельцков, Лекальон, Геймонс, Шварце).

Кто же прав? Очевидно, вопрос не решен, так как никому не удалось точно доказать происхождение «полярных» масс клеток. Упомянутый выше Иммс считает, что авторами третьей группы, как, например, Геймонсом, не доказано происхождение полярных масс из эктодермических впячиваний. Иммсу кажется, что эти полярные массы суть клетки внутреннего слоя (т. е. «нижнего листа» Ковалевского), которые ассоциировались на очень ранней стадии с слепыми концами будущих

впячиваний. Взгляд, что эктодерма дает начало эпителию средней кишки насекомых, он считает в корне противоречащим всему, что известно до сих пор из изучения других классов животного царства. Он ссылается на работу Нуссбаума и Фулинского, переисследовавших после Геймонса образование эндодермы у таракана и медведки и пришедших совершенно к другому заключению, а именно, что эпителий средней кишки насекомых происходит из клеток внутреннего слоя. *203*.

61. Этот осторожный вывод Ковалевского интересен тем, что он гипотетически предполагает, что у насекомых один зачаток мог быть заменен другим (субституция зачатков). Остаток более ранней предковой эндодермы насекомых, гомологичной эндодерме позвоночных, Ковалевский здесь видит в спинной трубке *Hydrophilus*: вместо нее кишечножелезистый лист дифференцируется на одном краю нижнего листа. Однако это предположение не подтвердилось. *207*.

62. Эти заключительные слова работы представляют основной вывод работ Ковалевского. «На каждом шагу» он находит у беспозвоночных доказательства родства типов. Это-то и составляет резкое отличие направления периода Ковалевского от периода эмбриологии Бэра. *210*.

НАБЛЮДЕНИЯ НАД РАЗВИТИЕМ *BRACHIOPODA*

63. Отделение целома от полости первичной кишки (архентерона), согласно Конклину (Proc. Am. Phil. Soc., v. 4, 1902), у *Terebratulina* совершается много сложнее, чем это описано Ковалевским у *Argiope*. Не имея возможности познакомиться с подлинной работой, приводим изложение исследованных Конклином процессов по П. И. Иванову («Общая и сравнительная эмбриология», 1937): «У *Terebratulina* из противоположной бластопору стенки архентерона возникает поперечная серповидная перегородка, состоящая из одного слоя клеток. Она загибается вниз и назад и разделяет полость архентерона на овальный верхний отдел, представляющий зачаток средней кишки, которая таким образом утрачивает соединение с бластопором и становится совершенно замкнутой, и широкий нижний отдел, представляющий собою общую целомическую полость, лишенную, однако, спланхноплевры, которая возникает позднее путем миграции клеток из соматической стенки целомического мешка. При таких соотношениях зачатка средней кишки и целома с бластопором с последним сообщается не зачаток средней кишки, как это имеет место в других случаях, а целомическая полость. Вскоре после обособления целомической полости бластопор замыкается. Затем тело зародыша сплющивается так, что зачаток кишечника прижимается к той стенке зародыша, где находится бластопор, а целом разделяется кишеч-

ником на правую и левую половины, и в это время на нем заканчивается образование висцерального листка мезодермы за счет мигрирующих на кишечник клеток соматического листа». *272*.

64. Это рассуждение сейчас несколько устарело. П. П. Иванов, много занимавшийся развитием личиночных сегментов у *Annelides* (см. Zschr. f. Morph. u. Oekol. der Tiere, Bd 1928, и др.), не считает возможным провести параллель между развитием аннелид и *Brachiopoda*, так как дробление и гаструляция плеченогих сильно отличаются от спирального типа дробления и от развития аннелид. «Расположение же щетинковых мешков первых совсем нельзя свести на расположение параподий». Сегментированность личинки, как указывает П. П. Иванов, не является исключительным признаком аннелид, но свойственна и личинкам иглокожих и кишечнодышащих (*Enteropneusta*). Развитие же мезодермы сближает плеченогих с развитием сагитты и иглокожих.

Все это, конечно, выяснилось гораздо позже работы Ковалевского; тем не менее — и в этом его заслуга — он своей работой показал, что *Brachiopoda* — группа, не имеющая ничего общего с моллюсками, куда ее раньше относили, и что родство ее надо искать где-то среди сегментированных, хотя бы и немного (группа малочленистых — *Oligomera*) червей. Во всяком случае после Ковалевского мы имеем слишком мало работ, произведенных методом полной серии срезов, по эмбриологии плеченогих, чтобы провести и сейчас надлежащее сравнение, и нужны еще новые исследования для более точного определения места в системе этой древней и интересной группы животных. Характерно, что до сих пор рисунки из работы по эмбриональному развитию плеченогих Ковалевского не исчезли ни из учебников зоологии, ни из учебников эмбриологии. *349*.

ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ *AMPHIOXUS LANCEOLATUS* ВМЕСТЕ С МАТЕРИАЛАМИ К ВОПРОСУ О ГОМОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕРВЕЙ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

65. Мы первоначально предполагали ввести в настоящее издание и русскую работу Ковалевского: «К истории развития *Amphioxus lanceolatus*», помещенную в «Зап. Киевск. об-ва естествоисп.», т. I, в. 3, но, поскольку эта работа опубликована на русском языке и, следовательно, более доступна советскому читателю и поскольку ее основные выводы, вносившие дополнения и исправления в результаты его первых работ по развитию ланцетника, он повторил в более разработанном и окончательном виде в приводимой нами в переводе немецкой его работе, мы решили, во избежание повторений, ограничиться лишь последней, опустив первую. Отметим только, что в этой русской работе исправлены им следующие

ошибки: 1) отверстие впячивания (бластопор) не переходит в анус, но обрастает нервными валиками, превращаясь в невроэнтерический канал; 2) средний лист образуется из выростов эндодермы, а не путем расщепления. *387*.

66. Здесь упоминается известная работа А. Дорна о происхождении позвоночных и принципе смены функций. Читателя, который заинтересовался бы проблемой происхождения позвоночных, мы отсылаем к изданному в серии «Классики биологии и медицины» русскому переводу этой работы. Когда Ковалевский открыл, что эмбриональное развитие асцидий совпадает в главных чертах с развитием позвоночных (образование хорды, нервной трубки и пр.), то казалось, между позвоночными и беспозвоночными установлена явная связь; однако эти исследования Ковалевского лишь изменили положение асцидий в системе. Их пришлось отделить от моллюсков и поместить вместе с ланцетником и позвоночными в новый тип хордовых. Вопрос о происхождении позвоночных этим не разрешился, так как оболочники представляют собою группу не менее резко обособленных животных, чем собственно позвоночные. Работа А. Дорна, повидимому, заинтересовала Ковалевского, и, поскольку он сам занимался эмбриональным развитием аннелид, он решил в приводимой нами статье высказать и свое компетентное мнение о возможности провести гомологию между нервной системой аннелид и ланцетника. Кроме того, ему хотелось привести и описание своих наблюдений над развитием ланцетника, произведенных им в Неаполе в 1868 г. и внесших, как указано, много нового.

Читатель может познакомиться с современным положением вопроса о взаимоотношениях между позвоночными, ланцетником, оболочниками и аннелидами, об эволюции хордовых и происхождении позвоночных в предисловии к русскому изданию книги А. Дорна. Для более углубленного изучения вопроса можно указать также вторую часть (эволюция низших позвоночных) книги «Морфологические закономерности эволюции» академика А. Н. Северцова, а также статью Д. Третьякова «Ursprung der Chordatae» (Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 134, 1929). *388*.

67. В 70-х годах ланцетника еще относили к позвоночным и, конечно, к самому низшему классу их — к рыбам (см. примеч. к стр. 437 статьи Некрасова и Артемова в этой книге). Но отсутствие развитого головного мозга, сердца, значительное число жаберных щелей и другие признаки заставили отделить ланцетника от позвоночных. Но так как все-таки многие признаки у ланцетника общи и с позвоночными и с оболочниками (спинное положение центральной нервной системы, существование хорды как осевого скелета, жаберные щели — все эти признаки, встречающиеся во взрослом состоянии у ланцетника, встре-

чаются у позвоночных и оболочников или во взрослом, или в зародышевом, или личиночном состоянии), то оболочников, ланцетника и позвоночных объединили в общий тип «хордовых», определяя каждую из этих трех групп как подтип. *389*.

68. Первые работы Ковалевского, как мы указывали, были произведены исключительно над живым материалом. В эпоху Ковалевского быстрый прогресс в технике микроскопического исследования обусловливал и быстрое развитие эмбриологии. *389*.

О ПЛАНАРИЕОБРАЗНОМ САМЦЕ БОНЕЛИИ

69. Семенеприемником, или семеприемником, мы теперь обычно называем орган у самки или у гермафродитной особи какого-либо животного, назначенный для восприятия и хранения семени, полученного от другой особи. Орган, названный Ковалевским семенеприемником, теперь называют семенным мешком. *424*.

70. Позднейшие исследования показали, что нервная система состоит из узкого кольца, охватывающего проток семенного мешка, и продолжения его в брюшную цепочку. Повидимому, вопреки мнению Ковалевского, у самца бонелии нет мускулатуры стенки тела. *425*.

71. Как показали позднейшие исследования, эктодермический зачаток передней кишки, не соединяясь с эндодермическим зачатком средней кишки, всецело используется для образования семенного мешка, открывающегося на том месте развивающегося самца, которое соответствует ротовому отверстию самки. Надо думать, что это отверстие и принял Ковалевский за рот. Что касается рудиментарной кишки самца, то она не функционирует вовсе, представляя у самца замкнутый с обеих сторон мешок, не имеющий и заднепроходного отверстия. *426*.

72. Эта небольшая работа Ковалевского представляет очень интересное открытие. Нужно было обладать всей его необыкновенной вдумчивостью, настойчивостью и точностью исследования, чтобы в чрезвычайно похожих на турбеллярий карликовых организмах, обитавших в наружной части выводного канала «матки» (т. е. нефридия, служащего для выведения половых продуктов) самки бонелии, признать не паразитных турбеллярий, но самцов тех же самок, внутри которых они жили. Тем более эта догадка делает честь Ковалевскому, что он, как нам думается, не знал в это время о сделанном ранее Дарвином открытии карликовых (дополнительных) самцов у усоногих. Иначе, вероятно, он упомянул бы о них, сравнивая свое открытие полового диморфизма у бонелии с половым диморфизмом у паразитических ракообразных. Этому как будто не противоречит и переписка братьев Ковалевских в 1870 г., из которой ясно, что А. О. Ковалевский просил брата написать Дарвину, не одолжит ли

он на время ему свою монографию «Cirripedia». Дарвин не только охотно пошел навстречу Ковалевскому, купив, повидимому, свою монографию (так как у него своих экземпляров не оказалось) и отослав ее в подарок с посвящением А. О. Ковалевскому [см. книгу С. Я. Штрайха «Сестры Корвин-Круковские», стр. 154, письмо Вл. Ковалевскому брату от 25 сент. 1870 г.(?)], но и сам, чрезвычайно заинтересованный открытием Ковалевского, просил его переисследовать и самцов одного из усоногих раков, встречающихся в Неаполе (*Scolpellum*), говоря, что в существование этих самцов мало кто верит.

Конечно, мы сейчас не можем согласиться с Ковалевским, что половые особи бонелии различаются между собой как классы, так как история развития самок и самцов бонелии, изученная много позднее, уже в XX веке, показывает, что простота строения самца не первична, а является в значительной степени следствием вторичной редукции.

Половые особи бонелии представляют, кроме того, большой интерес в смысле определения пола. Личинка бонелии индифферентна в отношении определения пола. Те личинки, которые попадают на тело самки бонелии, особенно на ее хобот, и подвергаются действию каких-то гормональных веществ, как правило, становятся карликовыми самцами. Личинки же, развивающиеся не на самке, в большинстве случаев становятся самками. Однако иногда в самцов могут превратиться и свободно плавающие личинки, особенно в старых культурах, что, по Гербсту и другим авторам, зависит от изменения ионного состава среды (закисление среды, присутствие следов меди и т. д.). По вопросу об определении пола у бонелии см. обзоры в журнале «Усп. совр. биол.», VI, 1927, стр. 58 (Зейлер) и там же, VI, 1937, стр. 361 (Безнер). *428*.

К ПОЗНАНИЮ ЭКСКРЕТОРНЫХ ОРГАНОВ

73. Излагая свое представление о функции различных частей почки, Ковалевский принимает здесь секреторную теорию мочеотделения, согласно которой экскреты и чужеродные вещества, например краски, захватываются из крови клетками извитых участков мочевых канальцев и выделяются ими в мочу в результате активного секреторного процесса. Для доказательства этой теории Гейденгайн вводил в кровь синюю кислую краску — индигокармин и в разгар выделения ее с мочой фиксировал почку абсолютным спиртом, который осаждает индигокармин. При этом зерна краски находились в эпителиальных клетках извитых канальцев. Это наблюдалось даже в том случае, когда в результате перерезки спинного мозга и падения кровяного давления до 40 мм Hg моча не отделялась вовсе вследствие прекращения транссудации жидкости в мальпигиевых клубочках. Следует, однако, иметь в виду, что не всякое чужеродное

вещество и не любая краска будет абсорбироваться и выделяться клетками извитых канальцев. Как показал еще в 1864 г. профессор Киевского университета Хржонщевский, щелочная краска — аммиачный кармин — выделяется мальпигиевыми клубочками (см. Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 31, S. 107).

Согласно современным воззрениям, в мальпигиевых клубочках происходит фильтрация кровяной плазмы. Состав первичной мочи (фильтрата), поступающей в мочевые канальцы, в точности соответствует составу кровяной плазмы и отличается от последнего только отсутствием белков. В канальцах происходит процесс обратного всасывания воды и некоторых растворенных веществ, т. е. происходит концентрирование мочи. Одни вещества всасываются обратно в кровь целиком и в дефинитивной моче отсутствуют (например, глюкоза), другие почти совсем не всасываются (мочевина, сульфаты и др.), а некоторые всасываются частично (мочевая кислота, хлориды и т. п.). Многие физиологи, в частности Кэшни (1917), считают, что образование мочи можно целиком объяснить процессом обратного всасывания в извитых канальцах и что нет надобности допускать существование секреторного процесса, осуществляемого эпителием канальцев. С этой точки зрения окрашивание индигокармином почечного эпителия еще не говорит о секреции выделяемых веществ и объясняется обратным всасыванием краски, профильтрованной в мальпигиевом клубочке, а следовательно, метод инъекции красок для изучения экскреторной функции почек не представляет особой ценности.

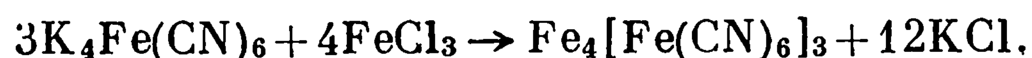
В настоящее время факт обратного всасывания в извитых канальцах не только воды, но и ряда других веществ доказан с несомненностью. Однако многие явления не могут быть объяснены с точки зрения теории Кэшни (которая является развитием теории мочеотделения, высказанной впервые Людвигом сто лет назад). Для нас очевидно, что в извитых канальцах наряду с обратным всасыванием существует и активная секреция выделяемых веществ. Об этом свидетельствуют следующие факты: 1) тонкое дифференцирование эпителия канальцев, который не одинаков в различных частях нефрона, что вряд ли имело бы место, если бы канальцы обладали только единственной функцией всасывания; 2) откладывание в клетках канальцев мочевины и даже мочевой кислоты (при инъекции больших доз растворов мочевой кислоты в пеперозине); 3) существование костистых рыб (сем. *Syngnathidae*, *Lophiidae* и др.), у которых нефрон лишен клубочка и выделение мочи осуществляется всецело мочевыми канальцами; 4) многочисленные новейшие эксперименты, устанавливающие существование секреторного процесса в канальцах. Так, например, Старлинг и Верней на изолированной почке показали, что после введения в циркулирующую жидкость фенолрот и полного прекращения отделения мочи в результате прекращения фильтрации крови

в клубочках вследствие понижения давления в почечной артерии до 32 мм Hg, краска скоплялась в клубочках извитых канальцев. Таким образом, секреторный процесс в канальцах весьма вероятен, и метод введения в кровь красок может многое дать для его изучения. Отсюда следует, что отправные воззрения Ковалевского не настолько устарели, как это кажется сторонникам теории Людвига-Кэшни. *433*.

74. Главными выделительными органами ракообразных являются особые железы, лежащие в передней части головогруди и ведущие свое происхождение от метанефридиев аннелид. У высших ракообразных (*Decapoda*, *Amphipoda*, *Mysidacea*) во взрослом состоянии функционирует только одна пара этих желез, открывающихся у основания второй пары антенн (антеннальные железы). У низших ракообразных, а также у *Isopoda*, *Cumacea* и *Stomatopoda*, в личиночном периоде функционируют тоже антеннальные железы, но у взрослых форм они изнашиваются и заменяются парой подобных желез, открывающихся у второй пары максилл и называемых максиллярными, или раковинными (Schalendrüsen), по терминологии Ковалевского. У взрослых *Leptostraca* и некоторых *Ostracoda* обе пары функционируют одновременно. Эти железы состоят из двух различных отделов — слепозамкнутого терминального (Endsäckchen), или, точнее, целомического мешочка мезодермального происхождения (обособившийся участок целома) и нефридиального (по Ковалевскому — мочевого) канала, гомологичного метанефридию аннелид. Место, где нефридиальный канал впадает в целомический мешочек, соответствует нефростому.

У речного рака (*Astacus* или *Potamobius*) содержимое мешочка обладает кислой реакцией (у краба *Maja* Маршаль нашел особую карцинуровую кислоту). Снаружи целомический мешочек окружен петлями нефридиального канала и сверху прикрыт огромным мочевым пузырем. Нефридиальный канал дифференцирован на несколько отделов. Он начинается расширенной частью, так называемым зеленым каналом (где происходит выделение индигокармина), переходит в узкий и короткий промежуточный канал и заканчивается густо оплетенным сосудами белым каналом (где, по новейшим данным, осуществляется обратное всасывание солей и других веществ), впадающим в мочевой пузырь. *437*.

75. В данном случае для выявления клеток, поглотивших хлорное железо ($FeCl_3$), Ковалевский производил реакцию образования берлинской лазури, интенсивно синей краски, представляющей собой железную соль железисто-синеродисто-водородной кислоты. Реакция протекает по следующему уравнению:



$$3K_4Fe(CN)_6 + 4FeCl_3 \rightarrow Fe_4[Fe(CN)_6]_3 + 12KCl,$$

т. е. при воздействии раствора железисто-синеродистого калия (желтая кровяная соль) на клетки, впитавшие хлорное железо, в их протоплазме образуется синий коллоидный осадок берлинской лазури, выявляя клетки, абсорбировавшие железо. *437*.

76. Кроме антеннальных, или максиллярных, желез, ракообразные обладают дополнительными органами экскреции, впервые открытыми Ковалевским при помощи метода инъекций красок — индикаторов. Эти органы представляют собой группы клеток, получивших впоследствии название н е ф р о ц и т о в. У ракообразных они находятся в области жабр и жаберных ножек и омываются гемолимфой, оттекающей к сердцу. Нефроциты обладают способностью поглощать растворы некоторых красок и, по мнению Ковалевского, выполняют выделительную функцию, очищая гемолимфу от экскретов. Нефроциты были найдены у большинства беспозвоночных; к ним относятся так называемые перикардиальные клетки насекомых, открытые Ковалевским еще в 1886 г., некоторые клетки жирового тела паукообразных и многоножек и многие другие. Настоящие нефроциты не обладают фагоцитарной способностью, т. е. не могут поглощать твердых частиц. Буриан предложил назвать группы нефроцитов а т р о ц и т а р н ы м и о р г а н а м и в отличие от а т р о ф а г о ц и т а р н ы х о р г а н о в, состоящих из клеток, способных к фагоцитозу и одновременно могущих впитывать растворы красок (например, аммиачного кармина). У ракообразных имеются органы обоих типов. Ковалевский показал, что нефроциты жаберных желез обладают кислой реакцией и поглощают аммиачный кармин (*Palaemon*, *Pagurus*, *Parapodopsis*), но у некоторых (*Nebalia*) они — щелочные и абсорбируют индигокармин. Открытие нефроцитов имело весьма большое значение, так как при этом был обнаружен неизвестный ранее способ экскреции. Дальнейшая разработка вопроса об экскреторной функции нефроцитов породила весьма богатую литературу как в России (ученики Ковалевского), так и за границей (Кюэно, Брунц и др.), однако до сего времени вопрос об экскреторном значении нефроцитов нельзя считать окончательно разрешенным. *440*.

77. До работы Ковалевского считалось, что антеннальная железа характерна для высших ракообразных (*Malacostraca*), в то время как функционирование максиллярной (раковинной) железы у взрослых форм типично для низших (*Entomostraca*). Проф. Клаус нашел максиллярную железу среди высших ракообразных только у мизид в личиночной стадии. Ковалевский впервые открыл максиллярную железу у взрослой формы, относящейся к *Malacostraca*. В настоящее время известно, что у ряда взрослых *Malacostraca* функционирует максиллярная железа (см. прим. 74). *443*.

78. Применяя свой метод инъекций красок, Ковалевский сделал весьма важное открытие, доказав, что кишечный канал у ряда животных, в том числе и у ракообразных, обладает экскреторной функцией. Это открытие проливает свет на происхождение мальпигиевых сосудов. В настоящее время доказано, что у большинства животных, включая и позвоночных, кишечный канал и его производные принимают участие в осуществлении экскреторных процессов. *444*.

79. Кажущийся на первый взгляд сложным и запутанным вопрос о выделительных органах ракообразных в сущности довольно прост. Ковалевский установил три группы выделительных органов: нефридиальные железы, жаберные атроцитарные железы (нефроциты) и производные кишечника, что было впоследствии подтверждено и дополнено многими авторами. *445*.

80. Этот абзац или неудачно сформулирован автором, или здесь вкралась какая-либо опечатка в немецком оригинале. Из текста можно заключить, что все перечисленные роды насекомых относятся к отряду прямокрылых. Это неверно. Во времена Ковалевского к прямокрылым (*Orthoptera*) относили только первые пять родов; последние два рода как тогда, так и сейчас относятся к отряду жуков (*Coleoptera*). В настоящее время род *Forficula* (уховертка) относят к отряду *Dermoptera*, а роды *Blatta* и *Periplaneta* (тараканы) — к отряду *Blattodea*. Только саранчу (*Acridium* или *Locusta*) и медведок (*Gryllotalpa*) современные систематики причисляют к отряду прямокрылых. Жуки *Anisoplia* (кузька) и *Oryctes* (жук-носорог) принадлежат к сем. *Scarabaeidae*. *449*.

81. Приведенные выше данные о реакции кишечного тракта у насекомых представляют собой любопытную иллюстрацию состояния сравнительной физиологии в 80-х годах прошлого столетия. Ковалевский был первым исследователем, давшим точные сведения по такому, как нам сейчас кажется, элементарному вопросу. При этом он применил несложный метод введения в кишечник насекомых раствора лакмуса. Впоследствии Ковалевский исследовал реакцию кишечника (при помощи лакмуса) не только у насекомых, но и у других животных, в частности у пиявок (см. публикуемую в этом томе статью Ковалевского «Биологические исследования о клепсинах»). *451*.

82. Ряд интересных опытов и мыслей по вопросу о выделительной функции мальпигиевых сосудов насекомых Ковалевский сообщает в своей статье «О выделительных органах некоторых насекомых, пауков и многоножек» («Зап. Новорос. общ. естествоисп.», т. XIV, в. II, 1889, стр. 201—205). Приводим соответствующее место полностью.

«Есть некоторые насекомые, которые имеют двояко устроенные мальпигиевые сосуды, именно наша медведка, *Gryllotalpa*, и затем есть семейство полужесткокрылых *Aphidae*, которые совсем не имеют маль-

пигиевых сосудов. Спрашивалось, как же происходит выделение у последних и как функционируют различные мальпигиевые сосуды у *Gryllotalpa*?

У *Gryllotalpa* два рода сосудов: одни — более наполненные конкрементами весьма своеобразной организации и другие — желтые с мелкозернистым содержимым клеток.

Если ввести *Gryllotalpa* смесь аммиачного кармина и индигокармина, то кармин поглощается, как и всегда, перикардиальными клетками, а индигокармин только желтыми мальпигиевыми сосудами *Gryllotalpa*; белые же, содержащие конкременты, ни кармина, ни индигокармина не поглощают. Таким образом, мальпигиевые сосуды могут иметь особую выделительную функцию, неподходящую к обыкновенным мочевым выделениям.

Афиды являются единственными насекомыми, у которых нет мальпигиевых сосудов. Многие авторы подыскивали разные органы, которые играют роль мальпигиевых сосудов, и обыкновенно останавливались на так называемом зеленом теле, особом отделе жирового тела, которому, казалось, можно было приписать эту роль. Я несколько раз принимался за исследование афид, но всегда безуспешно, потому что они питаются соками только известных растений и затем в большинстве так малы, что влить им красящих веществ в тело не удавалось. Только в конце лета я нашел сравнительно больших афид в корнях наших злаков; им уже удалось ввести в тело смесь аммиачного кармина с индигокармином, и хотя большая часть их погибла от этой операции, но некоторые выживали и у этих можно было отлично видеть, что индигокармин собирается в задней кишке и, следовательно, роль мальпигиевых органов играет задняя кишка. Если мы вспомним, что эмбриологическими исследованиями показано, что мальпигиевые сосуды развиваются как выступы задней кишки зародыша, то функция задней кишки афид будет совершенно просто объясняться. У некоторых ракообразных, например циклопов, тоже в задней кишке происходят мочевые выделения. Это явление у афид представляет род атавизма». *453*.

83. «Боянусовы органы» у моллюсков представляют собой производные метанефридиев, но сильно варьируют по своей форме. Общим их свойством является отношение к целóму (на основании чего их и относят к группе метанефридиев); нефридиальный канал, одним концом открывающийся наружу, другим концом, на котором помещается нефростом (мерцательная воронка), смотрит в перикардиальную полость (остаток целома). У пластинчатожаберных, лопатоногих (*Dentalium*) и головоногих имеется пара нефридиев; у большинства брюхоногих (за исключением *Diotocardia*) сохраняется только один левый нефридий; у *Diotocardia* (*Haliotis*, *Fissurella*) функционирует один правый нефридий, а левый, значительно менее развитый, у ряда видов превращается в так называемые

«sac papillifère». Как показали опыты Ковалевского, нефридии моллюсков у всех изученных им видов выделяют индигокармин.

Аммиачный кармин у пластинчатожаберных окрашивает производные перикардиального (целомического) эпителия, клетки которого обладают кислой реакцией. Впоследствии это открытие Ковалевского было подтверждено Летелье, который показал, что перикардиальные железы у *Cardium* содержат гиппуровую кислоту, и Фюртом, нашедшим эту кислоту в перикардиальном содержимом. Все эти данные подтверждают выделительную функцию перикардиальных желез и объясняют кислую реакцию их клеток. У многих пластинчатожаберных перикардиальный эпителий обособляется в особые, так наз. «кеберовы» органы. У брюхоногих, за исключением *Haliotis*, не было обнаружено органов, поглощающих аммиачный кармин; последующие работы показали, однако, что эта краска у *Prosobranchia* окрашивает ряд клеток в самом нефридии, который, следовательно, состоит из клеток двух родов. У остальных брюхоногих аммиачный кармин поглощается так называемыми лейдиговскими клетками паренхимы. *453*.

84. Вопрос о выделительных органах у полихет, в частности у нереид, Ковалевский рассматривает в ряде последующих работ. Кратко он касается этого вопроса в статье «О выделительных органах беспозвоночных животных» («Зап. Новорос. общ. естествоисп.», т. XIV, 1889), где он отмечает, что сегментарные органы (метанефридии) этих червей (нереиды, *Polynoe*, *Aphrodita*) имеют кислую реакцию и окрашиваются аммиачным кармином. При этом он отмечает, что не мог точно установить, где у них выделяется индигокармин. Так же кратко Ковалевский останавливается на этом вопросе в работе «Об экскреторных органах наземных членистоногих» («Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres». Travaux du Congrès Internat. de Zool. à Moscou en 1892. Moscou. 1893, стр. 1—43). Более подробно он разбирает вопрос об органах, поглощающих индигокармин у нереид в работах «О лимфатических железах у *Nereis cultrifera* и *Halla parthenopeia*» («Изв. Акад. Наук»., т. III, № 2, 1895) и «О лимфатических же́лезах у некоторых нереид» («Sur les glandes lymphatiques de quelques Néreides». C. r. d. séan. d. 3-me Congr. Internat. de Zool. Leyde, 1896). В последней работе, иллюстрированной таблицами рисунков в красках, Ковалевский указывает, что сегментарно расположенные железы на спинной стороне тела *Nereis*, которые окрашиваются индигокармином, представляют собой типичные «лимфатические», точнее фагоцитарные, железы, способные захватывать частицы различных суспензий (тушь, бактерии и т. п.). Они не выделяют индигокармина и окрашиваются только потому, что раствор этой краски с морской водой образует осадок, частицы которого фагоцитировались клетками железы, как любая другая тонкая суспензия. Таким образом, эти

органы нельзя рассматривать как истинные экскреторные и ставить в один ряд с другими органами, способными всасывать и выделять индигокармин, такими, как мочевые канальцы ракообразных, боянусовы органы моллюсков, мальпигиевы сосуды членистоногих и даже хлорагогенные клетки дождевых червей. Позднейшие работы других авторов показали, что индигокармин у некоторых полихет откладывается в экскретофорах перитонеума, внутрисосудистых экскретофорах и в так называемом сердечном теле. *459*.

85. Поглощение аммиачного кармина определенным участком метанефридия дождевых червей было впоследствии подтверждено рядом авторов, в том числе учеником Ковалевского Гвидо Шнейдером (см. Г. Шнейдер, О фагоцитарных органах и хлорагогенных клетках олигохет. СПб. 1896), который показал, что этот участок поглощает также соли железа и обладает способностью к фагоцитозу. Однако до настоящего времени неясно, имеет ли здесь место истинное выделение аммиачного кармина каналом нефридия или, наоборот, поглощение этой краски фагоцитарными клетками при поступлении раствора кармина из полости тела внутрь канала через мерцательную воронку. (См., например, более новую работу: Cordier. Etudes histophysiologiques sur la néphridie du Lombric. Arch. d. biol., v. 45, № 3, 1934, p. 431—471.)

По вопросу о функции так называемых хлорагогенных клеток, образующих у дождевых червей высокий перитонеальный эпителий, одевающий среднюю кишку, после работы Ковалевского (1889) происходила оживленная дискуссия. Ковалевский на основании своих опытов с инъекцией индигокармина пришел к выводу о выделительной функции этих клеток и считал, что они образуют типичную «почку накопления». Этот взгляд, вполне согласующийся с фактом скопления в хлорагогенных клетках зерен экскретов, разделялся также Кюкенталем («Jen. Zschr. Naturwiss.», Bd. 18), который полагал, что эти клетки приобретают свое «буро-зернистое содержимое» из крови.

Напротив, Кюэно (Cuénot. Arch. Zool. expér. et gén., v. 2, № 9, 1891) предположил, что хлорагогенные клетки обладают трофической функцией. Он думал, что они превращают пептоны, всасывающиеся из кишечника, в альбуминоиды, скопляющиеся в виде желтых зерен. Когда клетки наполняются этими зернами, они отрываются, падают в полость тела, где их содержимое растворяется и поступает в полостную жидкость.

Г. Шнейдер (цит. соч.) подробно исследовал функцию хлорагогенных клеток и показал, что они, помимо индигокармина, поглощают также соли железа, но совершенно неспособны к фагоцитозу и не поглощают аммиачного кармина. Несмотря на это, Шнейдер склонен приписать хлорагогенным клеткам трофическую функцию; по его мнению, они «регулируют питание, что явствует еще и из того, что они у наевшихся червей

имеют более ясную желто-зеленую окраску, чем у голодающих», являясь как бы «запасной кладовой для пищи, которую они получают из кровеносных сосудов». Тем не менее Шнейдер решительно критикует представление Кюэно об отдаче питательных веществ в полостную жидкость путем отрыва их и растворения в целоме. «Тот факт, — пишет он,— что у голодающих червей они становятся бледнее и менее заметны, указывает на то, что они и не растворяясь могут снова отдавать содержимое кровеносному сосуду». Шнейдер находил оторвавшиеся хлорагогенные клетки в полости тела и в фагоцитарных органах червей, но он думает, что «это устаревшие клетки или же случайно оторвавшиеся». Позднее Кюэно вновь подверг рассмотрению вопрос о функции хлорагогенных клеток (см. Cuénot, Arch. Biol., v. 15, 1898) и снова пришел к заключению об их отрыве после переполнения бурыми зернами и пожирании их фагоцитами в полости тела. Однако последующие работы подтвердили взгляды Ковалевского об экскреторной функции хлорагогенных клеток (см., например: Willem et Minne. Mém. Ac. Roy. Belg., v. 58, 1900). Было показано, что хлорагогенные клетки содержат зерна гуанина, т. е. типичного экскрета, и представляют собой «почку накопления». В настоящее время считают, что хлорагогенные клетки накопляют экскреты: часть клеток при этом может оторваться, дегенерировать в полости тела, а освободившиеся экскреты выводятся наружу нефридиями. *460*.

86. «Жаброподобные» придатки задней кишки (анальные мешки) бонелии представляют собой пару сильно измененных метанефридиев с умножившимся числом мерцательных воронок, открывающихся в целомическую полость. Эти органы, следовательно, гомологичны сегментарным органам полихет. По мнению некоторых авторов, анальные мешки образовались путем слияния в единое целое группы метанефридиев. Однако в литературе высказывалось предположение, согласно которому эти органы ничего общего с метанефридиями не имеют. Опыты Ковалевского, показавшие сходство в реакции клеток анальных мешков на введение красок-индикаторов с реакцией клеток типичных метанефридиев полихет, делают последнее предположение мало вероятным. Помимо анальных мешков у самки бонелии сохраняется еще один непарный орган (у *Bonellia viridis* — левый, а у *B. minor* — правый), представляющий собой производное типичного метанефридия, названный Ковалевским «маткой» (см. работу Ковалевского «О планариеобразном самце бонелии», стр. 423 настоящей книги, рис. 2, *т. v.*). Этот орган в опытах Ковалевского, повидимому, не воспринимал краски, что можно объяснить сменой его экскреторной функции на половую. *461*.

87. Более подробно о выделительных органах у пиявок см. работу Ковалевского «Биологические исследования о клексинах» (стр. 501 настоящей книги). *462*.

88. У оболочников экскреция совершается очень своеобразно, поскольку выведения экскретов в наружную среду почти не происходит, а все продукты экскреции откладываются в виде твердых конкрементов, состоящих преимущественно из мочевой кислоты и пуринов, внутри особых выделительных мешочков, или рассеянных по всему телу, или образующих один крупный «мочевой мешок» (например, у *Molgula*). Здесь экскреты остаются до смерти животного. Экскреторный эпителий, образующий стенку мочевого мешка, практически является единственной тканью, несущей у асцидий выделительную функцию. Повидимому, только еще кровяные тельца участвуют в процессе экскреции у этих животных, что и было отмечено самим Ковалевским. Предположение Ковалевского о выделительной функции «гипофиза» асцидий в дальнейшем не подтвердилось. Опыты Ковалевского над асцидиями, убедительно доказавшие выделительную функцию эпителия мочевых мешочков, ценны также тем, что позволяют убедиться в пригодности индигокармина как индикатора выделительной функции ряда экскреторных органов, клетки которых обладают щелочной или нейтральной реакцией. *465*.

89. Термином «воднососудистая система» (Wassergefäßsystem) Ковалевский называет протенефридии эхинококка. Подробнее о выделительной функции у ленточных червей см. статью Ковалевского «Об экскреторных органах наземных членистоногих» («Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres». Travaux du Congrès Internat. de Zool. à Moscou en 1892. Moscou, 1893), не вошедшую в настоящее издание. *466*.

90. Подробнее о выделительных органах пауков и скорпионов см. работу Ковалевского, указанную в предыдущем примечании. *467*.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛИМФАТИЧЕСКИХ ЖЕЛЕЗ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

91. Закончив большой цикл работ по изучению выделительных органов у беспозвоночных животных методом инъекций живым животным растворимых красок, Ковалевский приступил к систематическому изучению фагоцитарных органов, т. е. органов, обладающих преимущественно защитной функцией и способных поглощать и перерабатывать внутри образующих их клеток различные микроскопические твердые частицы чужеродных веществ, попавших во внутреннюю среду организма Эти исследования Ковалевский предпринял под влиянием блестящих открытий его друга И. И. Мечникова, который, как известно, незадолго перед тем показал огромное значение фагоцитоза и внутриклеточного переваривания в процессе борьбы организма с инфекцией и в явлениях иммунитета.

Для выявления фагоцитарных органов Ковалевский применил метод инъекций живым животным разнообразных суспензий как неорганического (тушь, не растворимые в воде краски и т. п.), так и органического (сепия, взвеси эритроцитов и сперматозоидов других животных и т. д.) происхождения. Однако, стремясь выявить нормальную функцию фагоцитарных органов, Ковалевский решил инъицировать исследуемым животным взвеси живых патогенных бактерий, для чего специально изучил сложную бактериологическую технику. Замечательно, что Ковалевский для выявления фагоцитарных органов не ограничился только инъекциями суспензий, но испытал также эмульсии (например, молоко) и, что особенно интересно, — коллоидальные растворы. Впоследствии, как мы знаем, метод инъекций коллоидальных растворов (например, коллоидального железа) сыграл выдающуюся роль в изучении функций системы фагоцитарных клеток (ретикуло-эндотелиальной системы) позвоночных. Современным исследователям ретикуло-эндотелиальной системы необходимо помнить, что Ковалевский был первым ученым, применившим коллоидальные растворы для изучения функции фагоцитарных органов. *469*.

92. В работе «О селезенке у моллюсков», опубликованной в 1890 г. в «Зап. Новоросс. об-ва естествоисп.», т. XV, вып. 2, которая представляет собой первую публикацию из цикла исследований над фагоцитарными органами, Ковалевский следующим образом описывает орган, названный им «селезенкой», у брюхоногих моллюсков: «Как у *Pleurobranchus*, так и у *Doris* сердце расположено впереди от жабр, т. е. сзади находятся жабры, а непосредственно перед ними сердце; кровь из жабр собирается в сердце и затем по аорте направляется в тело, причем аорта делится на два ствола, один передний, или головной, ствол, другой задний. Именно у места раздвоения этой аорты или на переднем стволе помещаются у *Pleurobranchus* одна, у *Doris* две сравнительно большие железки, которые висят, как виноградная гроздь на ветке. Полость или просвет железы будут занимать сильно разветвленные кровеносные сосуды, оканчивающиеся слепо в мешочках железы. Сосуды снабжены толстыми стенками и выстланы эндотелием; там же, где начинаются собственно грозди железы, этот эндотелий непосредственно переходит в железистые клетки пузырьков железы.

Если рассматривать эту железу в свежем состоянии, то оказывается, что клетки, составляющие ее стенки, состоят как бы из двух категорий, — одних, которых поверхность направлена к просвету железы и которые, вероятно, и составляют главные клетки железы, которые способны выпускать корненожки по направлению к просвету железы, и затем другого слоя клеток, окружающих эти первые и состоящих из кровяных шариков. Так как кровяные шарики *Pleurobranchidae* выпускают большое

количество мелких корненожек, то и каждый пузырек окружен как бы слоем очень густых волосков или нитей. Кровяные шарики, как бы прилипши, сидят одной стороной на клетках самой железы, а другой выпускают свои многочисленные отростки; при этом иногда, конечно, и отпадают, превращаясь таким образом в свободные кровяные шарики. Этому положению кровяных шариков я придаю некоторое значение, т. е. допускаю предположение, что они здесь образуются. Делаю это заключение на том основании, что рядом лежащие органы, как лопасти слюнных и половых желез, никогда не имеют подобного покрова из кровяных шариков. Это заставляет думать, что рассматриваемая железа имеет к ним более близкое отношение».

Впервые фаготоцитарная роль этого органа была выявлена Ковалевским путем инъекции сепии. Вот что он пишет по этому поводу: «Я взял содержимое чернильного мешка каракатицы. Я развел в морской воде капельку этого пигмента и влил в тело *Pleurobranchus* и *Doris*. Сейчас же после впрыскивания все полупрозрачное и студенистое тело *Pleurobranchus* и *Doris* становилось черным, так как кровь разносила равномерно повсюду введенную краску. Но уже очень скоро тело начинало очищаться, т. е. принимать свою нормальную окраску, и через $^1/_4$ или $^1/_2$ часа, смотря по количеству введенного вещества, оно становилось совершенно нормальным. Это превращение почти черной *Pleurobranchus* в студенистое сероватое тело шло просто на глазах, т. е. весьма быстро; но при этом через тело все ярче и ярче обрисовывалась железа, которая становилась от сепии черной. Рассматривая клетки этой железы под микроскопом, я находил, что они наполнены большим количеством черных зернышек, лежащих между ядром и периферией клетки. Все зернышки сепии собраны именно в тех клетках железы, которые составляли ее внутреннюю стенку. В кровяных шариках зернышки хотя и попадались, но редко».

Далее Ковалевский инъицировал моллюскам другие взвеси: кровь млекопитающих, желток акул и скатов, молоко, сперматозоиды морских ежей и асцидий, крахмал и рисовую пудру. Он убедился, что фагоцитированные частицы всех этих веществ изменялись внутри поглотивших их клеток и часто совсем растворялись (переваривались).

Описываемая железа была известна и до работы Ковалевского. Лаказ-Дютье назвал ее «glande indéterminée», а Берг «Blutdrüse», но функцию этого органа впервые открыл Ковалевский. *470.*

93. В тексте этой статьи, опубликованной на французском языке, Ковалевский употребляет неправильную транскрипцию названия данного вида брюхоногого моллюска, а именно: «*Eolis*». Мы позволили себе в переводе исправить указанную транскрипцию на правильную: *Aeolis. 471.*

94. Ковалевский в библиографии, которой снабжена данная статья, не указывает эту работу Кюэно. Повидимому, он ссылается на следующую статью: Cuénot. L. «Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés». Arch. de Biol., v. 12, 1892. *479.*

95. Согласно исследованиям Ковалевского, опубликованным раньше («Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres». Travaux du Congrès Internat. de Zool. à Moscou en 1892), жировое тело скорпионов располагается в головогруди и отчасти в брюшке, окутывая нервную систему и проникая в промежутки между различными внутренними органами. Клеточная структура этого органа сложна; в основном жировое тело состоит из клеток трех типов: 1) крупных клеток, обладающих кислой реакцией, жадно поглощающих кармин и содержащих в протоплазме капельки жира (клетки эти обозначены на рисунках Ковалевского, приложенных к указанной выше работе, буквами *a*, *c*, *d*); 2) прозрачных клеток *ad* с большим ясно различимым ядром и 3) мелких лейкоцитообразных клеток *l*, бедных протоплазмой и иногда образующих скопления между кислыми и прозрачными клетками. Последние кармина не поглощают, но зато обладают способностью к фагоцитозу при введении животному тонких суспензий чужеродных веществ как органического, так и неорганического происхождения. Кислые клетки *acd* к фагоцитозу неспособны. «Селезенкой» скорпионов Ковалевский в данном случае называет непарный фагоцитарный орган, имеющий характер длинной трубчатой железы, расположенной в брюшке и прикрывающей брюшную нервную цепочку почти на всем ее протяжении. В последующих работах Ковалевский называет этот орган «лимфатической железой». Прекрасные рисунки этого органа и образующих его клеток приложены к монографии Ковалевского «Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe» (1895).

Согласно исследованиям Ковалевского «эта железа обладает в высокой степени способностью к фагоцитозу — к поглощению твердых тел, введенных в организм». При введении в тело скорпиона туши железа эта становится черной, точно так же клетки этой железы поглощают эритроциты млекопитающих и другие органические суспензии. *483.*

96. Впоследствии Ковалевский опубликовал подробное сообщение о фагоцитарных органах многоножек (см. A. Kowalevsky. «Étude des glandes lymphatiques de quelques myriapodes». Arch. Zool. expér. et gén., 3-e sér., v. III, 1895), иллюстрированное художественно выполненными таблицами рисунков в красках. В этой работе он пришел к весьма важным выводам о физиологической роли системы фагоцитарных органов и указал на метод блокады их, который, как известно, имеет такое большое значение при исследовании функции ретикуло-эндотелиальной системы. В указанной статье он писал:

«Я привез несколько сколопендр в мою зоологическую лабораторию в С.-Петербурге, но здесь, несмотря на наилучшие условия и обладание хорошими термостатами Wiesnegg, сколопендры оказались очень устойчивыми к аспорогенной форме сибирской язвы, которую я им вводил. Чтобы вызвать у них заболевание, им было нужно сначала ввести кармин или соль железа и занять таким образом клетки лимфатических желез и фагоцитарные лейкоциты. В этих условиях животные заболевали и их кровь, так же как и их лимфатические железы, наполнялась бациллами. Я провел несколько сравнительных опытов, вводя сибирскую язву: 1) сколопендрам, которые, получивши в течение нескольких, от пяти до десяти дней, соль железа, вновь стали совершенно нормальными и совсем оправились от операции или по крайней мере, которые с жадностью поедали насекомых и молоко, являющиеся их излюбленным питанием, и 2) другим сколопендрам, которым предварительно не было сделано инъекции или была проинъицирована сибирская язва, которую они хорошо перенесли. Всегда животные, которые получили железо или кармин, умирали от сибирской язвы, в то время как другие оставались живыми».

Тот факт, что Ковалевский пришел к законченному представлению о функциональной системности в работе фагоцитарного аппарата, указал на его роль в развитии инфекции и иммунитета у беспозвоночных, а также разработал основные методические приемы исследования этого аппарата, включая метод блокады железом, позволяет считать его одним из основоположников учения о ретикуло-эндотелиальной системе. К сожалению, до настоящего времени эти работы Ковалевского явно недооцениваются современными исследователями ретикуло-эндотелия. *490*.

НОВАЯ ЛИМФАТИЧЕСКАЯ ЖЕЛЕЗА У ЕВРОПЕЙСКОГО СКОРПИОНА

97. Открытие нового парного фагоцитарного органа в брюшке европейского скорпиона, повидимому, очень заинтересовало Ковалевского. Предварительное сообщение об этом открытии он опубликовал в 1895 г. в «Известиях Академии Наук» (на франц. яз.) и в «Докладах Парижской Академии наук» (Com. ren. de l'Acad. d. Sci., v. 121, № 2, p. 106—8). Текст этого последнего сообщения в переводе на русский язык и предлагается вниманию читателя в данной книге. Кроме того, Ковалевский представил доклад об этом своем открытии Третьему международному зоологическому конгрессу, который происходил в Лейдене с 16 по 21 сентября 1895 г. Наконец, в 1897 г. Ковалевский опубликовал на эту тему большую статью в «Записках Академии Наук», снабженную рисунками.

Вероятно, это открытие так заинтересовало Ковалевского потому, что сравнение фагоцитарных свойств «селезенки» или лимфатической

железы (см. примеч. 95) с аналогичными свойствами вновь открытых железок, названных им «лимфоидными», позволило ему подметить тонкие функциональные различия между этими отдельными частями системы фагоцитарных органов у одного и того же животного. *498*.

98. В своей более подробной статье (1897) Ковалевский сообщает, что исследовал эмбриональное развитие лимфоидных желез европейского скорпиона (кавказский скорпион *Androctonus ornatus* не имеет этих желез). Оказалось, что эти железы возникают путем впячивания в брюшную полость диафрагмы, отделяющей головогрудь скорпиона от брюшка. Так как диафрагма состоит из двух различных слоев клеток, то и клетки, образующие лимфоидную железу, морфологически и функционально неоднородны. Внутренний слой клеток этой железы соответствует целомическому эпителию, выстилающему грудную полость, а наружный образован из тех элементов диафрагмы, которые ограничивают спереди брюшную полость. Замечательно, что и фагоцитарные свойства этих двух слоев клеток довольно отчетливо различаются между собой. *499*.

99. В своей статье (1897) по поводу различия «лимфатической» и «лимфоидных» желез Ковалевский пишет следующее: «. . . лимфоидные железы адсорбируют с большей жадностью жидкие вещества, введенные в тело скорпиона, а лимфатическая железа предпочитает твердые вещества, но в то же самое время, если вводится только одно из этих веществ, порошок или жидкость, и в большем количестве, то железы обоих родов функционируют одинаковым образом, т. е. они равным образом адсорбируют оба вещества, но лимфоидные железы имеют предпочтение к жидкостям, а лимфатическая железа к веществам твердым». *500*.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ О КЛЕПСИНАХ

100. См. примеч. 81. *503*.

101. Данная работа А. О. Ковалевского представляет выдающийся интерес с точки зрения установления его приоритета в разработке понятия о ретикуло-эндотелиальной системе. Ковалевский, много лет работавший над изучением системы фагоцитарных органов у беспозвоночных животных, в предлагаемом исследовании осуществил смелое сравнение функциональных особенностей фагоцитарного аппарата беспозвоночных и позвоночных животных. Это сравнение позволило ему констатировать известные элементы сходства между беспозвоночными и позвоночными животными и, в частности, заключить, что эндотелий капилляров печени и костного мозга позвоночных обладает способностью к фагоцитозу и другими физиологическими свойствами, напоминающими физиологические свойства фагоцитарного эпителия беспозвоночных. *518*.

ПОДКОЖНОЕ ОСЕМЕНЕНИЕ У *HAEMENTERIA COSTATA* MÜLLER

102. Ковалевский имеет в виду свое сообщение: «Quelques mots sur l'Haementeria (*Clepsine*) costata de Müller» (Com. ren. de l'Acad. d. Sci. Paris, v. 128, № 19, p. 1185—8, 1899). В этой краткой заметке по вопросу о копуляции у этой пиявки Ковалевский пишет следующее: «Поскольку я коснулся *Haementeria costata*, мне бы хотелось, не дожидаясь опубликования моей общей монографии об этом виде, упомянуть здесь о способе копуляции у этой пиявки. У *Haementeria costata*, которых я содержал в неволе, мужские и женские половые органы достигали половой зрелости в различное время. Сначала развивались семенники, затем их выводные протоки наполнялись спермой, которая конденсировалась в сперматофорной железе. Здесь пакеты спермы окружались стенками сперматофоров, и тогда наступал период копуляции.

Этот акт состоял в обмене сперматофорами между двумя копулирующими особями; он происходил только между мужскими органами. Особи, которые копулировали, приклеивали свои сперматофоры к мужским половым отверстиям. Отверстия женских половых желез не принимали никакого участия в этом акте, что является тем более естественным, что яичники и их проток к моменту копуляции находились еще в совершенно зачаточном состоянии; *Haementeria*, как и другие клепсины, а также нефелиды, не имеют receptaculum seminis.

Копуляция повторялась, согласно моим наблюдениям, до шести раз в течение семи дней; и только когда этот период закончился, началось развитие яичников, которое продолжалось до зрелости и откладки яиц. Факт, что сперматофоры во время копуляции приклеиваются, по крайней мере у некоторых пиявок, к мужским отверстиям, уже наблюдался Иижима в 1882 г. у *Nephelis*; но этот автор наблюдал его только один раз и описывает этот акт под именем *abnormal copulation*».

Повидимому, странный способ копуляции у *Haementeria* очень заинтересовал Ковалевского, так как он посвящает исследованию этого вопроса ряд статей и докладов, включая замечательную и богато иллюстрированную монографию о *Haementeria*.

В публикуемом предварительном сообщении Ковалевский употребляет неправильную транскрипцию названия этой пиявки (*Haementaria*). Так как во всех других работах Ковалевский употребляет другую транскрипцию, а именно *Haementeria*, мы везде исправили неправильную транскрипцию на правильную. *523*.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ*

Acanthias 392, 402—404, 415
— *vulgaris* 93, *567*
Acanthobdella 606
— *peledina 606*
Acephala 344
Acipenseridae 93, 126
Acrididae 452
Acridium 448, 491, 495, 496, *640*
— *migratorium* 451
Actinotrocha 46
— *branchiata 558*
Aeolis 470, 471, 488, *534*, *647*
Aeschna 450
Amaroecium 585
— *proliferum 584*
Amphibia 561
Amphioxus 7, 9, 12, 14, 17, 18, 22—25, 46, 47, 50, 55, 56, 58, 93, 94, 166, 209, 389, 393—398, 401—404, 406, 408—410, 413, 414, *547*, *550*, *551*, *553*, *556*, *562*, *576*, *622*
— *lanceolatus* 7, 387, *533*, *549*, *576*, *588*, *622*, *623*, *633*
Amphipoda 638
Androctonus 484
— *ornatus* Kessler 483, *650*
Anisoplia 449, *640*
Annelida sedentaria 460, 466
Anodonta 455
Anopheles 559
Annelides 359, *580*, *633*
Ap[*pendicularia*] *acrocerca* 17
Aphidae 640
Aphrodita 460, *642*
Aphis 601
Apis 123
— *mellifica* 186, 188, 223
Archaeobdella 606
— *Eismontii 606*
Argiope 269—271, 279, 284, 285, 287, 290, 293—301, 304, 305, 310—313, 316, 321, 324—328, 332, 333, 335—339, 341—343, 348, 351, 353—355, 363—365, *579*, *581*, *632*
— *decollata* 334
— *neapolitana* Scacc. 269, 298, 334, 365
Arthropoda 80, 90
Ascidia canina 80, 105
— *clavellina* 80, 82
— *intestinalis* 13, 42, 44, 45, 56, 60, 64, 66, 80—83, *561*
— *(Phallusia) mentula* 80, 81, 82, 464, 465
Aspidosiphon 461
— *strombi* 461

* В этом указателе, так же, как и в именном, курсивом указаны страницы Приложения.

Astacus 435, 437—440, 482, *638*
— *fluviatilis* 482
Asteracanthion berylinus Ag. 13, 14, *560*, *561*
Astropecten 462
— *aurantiacus* 462
— *pentacanthus* 462
Athalia 448
— *spinorum* 448
Atlanta Peronii 166
Aulastoma 516, 521

Balanoglossus *549*, *552*, *553*, *570*
Bicellaria ciliata 345
Bimastus constrictus *628*
Blatta 448, 450, *640*
Blattidae 450
Blattodea *640*
Bombix mori 447
Bonellia *566*
— *minor* *644*
— *viridis* *644*
Botryllus *564*, *565*, *584*, *585*
Brachiopoda 267, 268, 297, 312, 328, 344, 369, *578*, *580*, *632*, *633*
Branchiostoma lumbricum см. *Amphioxus lanceolatus*
Branchipus 434, 444
Bryozoa 345, 359, 411, *552*
Bufo cinerea 467
Buthus europaeus C. Koch. 483

Caezar 204
Caloptenus 491—495
— *italicus* 491—493
Capitella *627*
— *capitata* 351
Cardium 455, *642*
Cephalopoda 25, 53
Cestum 13, *553*, *554*, *561*
— *veneris* *554*
Chaetoderma *608*
Chaetopodes 348, 360
Chevreullius callensis 357
Chironomus 445—447
Chiton 343, 344
Clavularia *585*
Clepsine 125, 126, 163, 461, 462, *626*
— *complanata* 519
— *plana* 524, 526
Colenterata 13, *561*, *564*, *577*, *578*
Coeloplana *570—572*
— *Metschnikowi* *570*
Coleoptera *629*, *640*
Copepoda 26
Corethra 445, 446
Crania 267, 334
Ctenophora 13, 25, *554*, *561*, *571*
Ctenoplana *572*
Culex 445—447
Cumacea *638*
Cyclas 453
Cynthia 44
Cyclostomata 57

Decapoda *638*
Dentalium 343, 457, *587*, *588*, *641*
Dermoptera *640*
Didemnium *585*
— *styliferum* *584*
Dinophilus 427
Diotocardia *641*
Diptera 82
Discophori 360
Doliolum 100
Donacia 204
— *crassipes* *629*
Doriopsis 456
Doris 470—472, *646*, *647*

Echinococcus 466
Echinodermata 14, 25, *561*
Echinus 13, 14, 47, 55, 56, *555* *560*, *561*

Echinus esculentus 46
— *microtuberculatus* 462
Eledone 456, 457
Enteropneusta *633*
Entomostraca *639*
Entoprocta *552*
Epeira diadema 488
Ephemera 445
Escholtzia 13, *554*, *561*
Estheria 434, 444
Euaxes 102, 123, 124, 139, 145, 149—151, 155, 161—164, 213, 350, 516, 517, *574*, *627*
— *filirostris* Gr. 517
Eunice 355
Eissurella 456, *641*

Forficula 448, *640*

Galeodes 486, 487
Gammarus locusta 481
Gastropacha pini 199, 202
Gastrophysus 168
Gastropoda 43, 344
Gephyrea 359
Glossosiphoniidae 509
Grillus domesticus 494
Gryllotalpa 448, *640*, *641*

Haementeria 523, 526, *608*, *651*
— *costata* Müller 523, 526, 527, *606*, *607*, *651*
Haliotis 456, *641*, *642*
Halla parthenopeia *642*
Hedyle *608*
Hedylidae *605*
Helix 455, 477—479
— *pomatia* 477
Helobdella algira *607*
Hemiptera 205, 206
Heteropoda 136
Hirudinei 80, 90
Hirudo 461, 516
Hirudo medicinalis 126, 157, 515
Hydrophilus 123, 125, 130, 131, 166—168, 170, 173, 174, 181, 184—188, 191, 192, 199, 203, 205—208, 220, *629*, *632*
— *piceus* 166, 218
Hyponomeuta malinellus 447, 448

Idothea *541*
Isopoda *638*

Kamptozoa *552*
Kraussia 298
— *rubra* 334

Lamellibranchia *588*
Lepidoptera 206, 226, 265
Leptostraca *638*
Libellulidae 205, 206
Limax *627*
Limnadia 480
Limnaeus 12, 14, 25, 47, 55, *560*, *561*, *623*, *625*
Lingula 361
— *pyramidata* 361
Litta versicatoria 204
Locusta 493, *640*
Lophiidae *637*
Lota vulgaris 93
Loxosoma 345—347, *552*
Lumbricidae *628*
Lumbricinea 160—164
Lumbricus 123—125, 150—152, 159, 161, 166, 216, 406—408, 415, 458, 459, *574*, *628*
— *agricola* 152, 154, 155, 216—218
— *rubellus* v. Gr. 152, 154, 155, 216, 217
Lycosa Latreilli 488

Maja *638*
Malacostraca *639*
Mantis 493

Megerlea 298
— *truncata* 293, 354
Mellina adriatica 466
Metazoa *613*
Mitraria 285, 348, 349
Molgula 464, 465, *645*
Molluscoidea 360, *578*, *580*
Morrisia 298
— *anomoides* 334
Musca 447, 449, 450, *631*
— *domestica* 204
Muscidae 450, *617*, *631*
Mustelus laevis 93, *567*
Myriapoda *604*
Mysidacea *638*
Mysis 441—443, 452

Nebalia 442, 443, 445, *639*
Nematodes 359
Neomenia *585*
— *coralliphila* *585*
— *gorgonophila* *585*
Nephelis 125, 126, 163, 164, 461, 515, 516, 521, *606*, *626*, *651*
Nereis 459, *626*, *642*
— *cultrifera* 458, *642*
Neretina *587*
Nerine 11, 350, 351, 355
— *cirratulus* Cl. M. 351

Octopus 471—476
Oligomera *633*
Ophiura 11, 13, 14, 46, 47, *560*, *561*
Orthoptera *640*
Oryctes 449, 450, *640*
Ostracoda *638*

Pachitilus migratorius 496
Pagurus 440, *639*
Palaemon 438—443, 482, *639*
Paludina vivipara 455
Pantacta 11
Parapodopsis 441, 442, 452, *639*
— *cornutum* 441
Pecten 453—455
Pedicellina 345, 346, 347, *552*
Periplaneta 448, 450, *640*
Perophora *567*, *584*, *585*
— *Listeri* Wiegm. *567*
Petromyzon Planeri 17
Phallusia (Ascidia) mammillata Cuv. 13, 42—44, 56, 66, 80, 82, 83, 91, 105, *554*, *561*
Phascolosoma 461
Phoronis 12, 14, 24, 25, 46, 47, 55, 56, 209, *210*, *555*, *558—561*, *570*, *609*, *625*
Phriganidae 207
Phyline 470, 471
Phyllopoda 444
Plagiostomi 93, 402, 403
Plagiostomata 410
Planorbis *587*
Platessa passer 93
Platodes 359
Platycleis 493
— *grisea* 493
Pleurobranchidae *646*
Pleurobranchus 470—472, 496, *646*, *647*
— *aurantiacus* 469
Pneumodermon 343
Polynoe *642*
— *aculeata* 460
Polythalamia 356
Potamobius *638*
Prosobranchia *557*, *642*
Protula 362
Pseudovermis *605*
Pteromalinae 208
Pterophorus 200, 202
— *pentadactylus* 199, 226
Pterygota *630*
Pyrosoma *585*

Rhynchelmis см. *Euaxes*
— *limosella* Hoffmstr, *627*
Rhynchites Bettuleti 204
Rotatoria 359

Sabella 362
Sagitta 14, 25, 46, 47, 55, 56, 123, 161—163, 207, 209—212, 397, 411, *550*, *561*, *570*, *574*, *581*, *631*
— *cephaloptera* 138
Salmo salvelinus *606*
Saturnia pini 348
Scaphopoda *588*
Scarabaeidae *640*
Scolopendra morsitans 488
Scolpellum *636*
Scorpio europaeus L. 498
Sepia 53, 474
Sepiola 13, 25, 456, 457, 471, 474, *561*
Serpula 362
Sipunculus 46, *625*
— *nudus* 461
Sphinx ligustri 448
Sphinx populi 199, 202, 226
Spirorbis 362
Squilla 443, 452, 453
Squilla mantis 443, 452, *602*
Sternaspis *570*
Stomatopoda *638*
Strongylocentrotus lividus 462
Sympodium *585*
Syngnathidae *637*

Taenia 466
— *echinococcus* 466
Talitrus 480—482
Tellina 453, 455
Tenebrio molitor 450—452
Tenebrionidae 450
Terebellidae 466
Terebratula 285, 298, 324—326, 328, 330, 332, 335—338, 341, 342, 348, 353
— *minor* Sss 287, 324—326, 328, 334, 341, 369
— *vitrea* 268, 324, 325, 334, *579*
— *vitrea minor* см. *Terebratula minor*
Terebratulina 267, 270, 298, 329, 331—337, 342, 348, 355, 369, 370, *632*
Terebratulina caput-serpentis Linn. 287, 324, 331, 334, 369
Teredella 361
Thalassema 570
Thecidium 267—270, 279, 280, 285, 298, 300—302, 304, 305, 307, 308, 310—313, 315—326, 330, 332, 335—340, 342—345, 349, 354, 355, 366—369, *579*
— *mediteraneum* 301
Truxalis 493—495
Tubifex 139, 151, 152, 161—164, *574*, *628*
Tunicata 79, 100, 106, 359, 618
Turbellaria *571*

Unio 455

Venus 455
Vermes 458
Vermoidea *580*

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Маркс *536*
Ленин *536*

Абрикосов *552*
Агассиц 24, 273, *561*

Бабухин 81, 428
Бакст *541*
Бальфур 403, *631*
Бардах 492, *582*
Безнер *636*
ван Бенеден 41, *558*, *622*
Берг *628*, *647*
Бишоф 11, 12, 208
Бланшар 498
Блохман *587*
Бобрецкий 93, 124, 403, *568*, *617*, *631*
Больсиус 509, 513
Бонапарт *547*
Бородин *621*
Брандт *571*
Бронн *540*, *541*
Брунц *639*
Бунзен *540*
Бурмин *639*
Бурн 501, 505, 508, 509
Бучинский *617*
Буш 135
Бюхнер *537*
Бючли 508, 509, *631*
Бэр 24, 403, *543—546*, *551*, *563*, *575*, *595*, *609—614*, *632*

Вагнер 124, 168, 185, 193, *563*
Варнек *627*
Васильев 438
Вегман 456
Вейсман 127, 128, 437, *546*
Верней *637*
Веселицкий *541*
Визнег *604*
Витлацил *631*
Виттих 423
Вольф *543*

Гаддон *588*
Гаман 462, 463
Ганин 129, 198, 199, *584*, *591*, *617*
Ганкок 300, 361
Гарвей *543*
Гатчек *588*, *616*, *622*, *623*, *628*
Гегенбаур 46—48, 57, 59, 101, 131, 135, 388, 460, *546*, *557*, *559*, *616*, *624*, *625*
Гейденгайн 433, 451, *598*, *636*
Гейдер *631*
Геймонс *631*, *632*
Геккель 352, 390, 407, *540*, *544*, *557*, *576—578*, *595*, *610*, *612—619*, *623*, *624*, *628*, *629*
Гексли 56, 300, 347, 361, *546*, *556*, *578*, *625*
Гензен *24*, *568*
Гербст *636*

Гертвиг *631*
Герцен *537*
Гётте 403—405, 415, *628*
Гиршлер *629*
Гис 24, *562*, *568*, *624*
Головин *617*
Горст *588*
Грабер 492, 493, *629*
Грасси *631*
Граф 515
Гримм *606*
Гроббен 435, 437—439, 453, 454

Давыдов *532*, *550*, *617*
Дайстер *558*
Дарвин 131, *533*, *540*, *542*, *567*, *572*, *573*, *580*, *595*, *612*, *613*, *615*, *616*, *620*, *625*, *635*, *636*
Делла-Валь 481
Добролюбов *537*
Догель *541*, *543*, *559*, *563*, *573*, *581*, *584*, *592*, *598*, *608*, *609*
Донкастер *627*
Дорн 388, *589*, *631*, *634*
Дэлл 297
Дюбуа *607*
Дювернуа *583*

Ежиков *540*, *619*

Жиар *571*, *584*, *608*
Жубэн 472, 475, 476
Жулен 465

Заболотный *531*
Заленский *568*, *582*, *592*, *605*, *617*, *628*
Зейлер *636*
Земпер 123, 387, 388, 403, *573*, *628*
Зенкевич *572*
Зингер *618*
Зограф *617*
Зольгер 423, 457
Зюсс 297, 324

Иванов *575*, *611*, *619*, *626*, *632*, *633*
Иеринг *586*
Иммс *630*, *631*
Исаченко *535*

Кариус *540*
Катрфаж 23, *550*
Келер 463
Кёлликер 7, 41, 60, 127, *546*, *550*, *558*, *610*, *625*
Кеферштейн 135
Кесслер *533*, *606*
Клапаред 46, 102, 138, 151, 345, *564*
Клаус 347, 442, 443, *639*
Коберт 517
Ковалевский В. О. *557*, *559*, *580*, *624*
Кондаков *583*
Конклин *632*
Кори *552*
Коротнев *572*, *617*
Коста *547*
Коштоянц *537*
Крон 41, 46, 47, 57, 63, 92, 135, 136, 138, 344, *558*
Купфер 80—83, 89—91, 93, 96, 101, 105, *572*, *573*, *626*
Кэшни *637*, *638*
Кювье *544*, *545*, *595*, *611—613*
Кюкенталь 459, *643*
Кюэно 476, 479, 482, 496, *498*, *639*, *643*, *644*, *648*

Лаказ-Дютье 267—269, 279, 285, 298, 300—302, 305, 308—310, 336, 344, 345, 357, 361, 423, 428, 457, 469, 484, *533*, *579*, *588*, *647*
Ланкестер 466, *542*, *610*, *616*
Лебединский *617*
Лейдиг 137, 151, 161, 209, 454, *541*

Лейкарт 17, 20, 23, 57, 126, 127, 135, 157, 502, 503, 510, 513, 519, *541*, *547*, *558*
Лекальон *631*
Лепешинская *626*
Леребуле 12, 125, *560*, *561*, *625*
Ловен *586*
Людвиг *637*, *638*
Ляйель *540*

Марион *578*, *586*, *587*, *594*
Мартенс 360
Маршаль *638*
Мейер 458
Меккель *543*, *544*
Меликов 523, *582*
Мельников 124
Менделеев *541*
Метальников *532*, *617*
Мечников 13, 79, 80, 83—87, 90, 101, 105, 107, 123, 128—130, 165, 171, 273, 345, 397, 434, 435, 441, 444, 449, 469, 476, *540—542*, *547—550*, *557*, *559—561*, *564*, *565*, *568*, *573*, *574*, *577*, *578*, *581—584*, *590—596*, *598*, *603*, *604*, *609*, *611*, *616*, *617*, *626*, *645*
Мильн-Эдвардс 41, 443
Младенцев *541*
Модестов *582*
Морз 267, 270, 298, 331, 332, 334, 336, 360—362, 369, *580*
Мюллер И. 57, 285, 500, *541*, *547*, *550*, *558*, *624*, *625*
Мюллер Ф. 267, *540*, *542*, *612*, *613*, *615*, *618*

Насонов 617
Нитше 345, *552*
Ножин 58, *540*, *542*
Норденшильд *614—616*
Нуссбаум *632*

Овсянников 53, 124
Ока 503, 505, 507, 519
Остроумов *617*

Пагенштехер 17, 20, 23, 135, *541*, *558*
Паллас *547*
Пастер *469*
Паульсон *581*, *582*
Пеннерс *628*
Перемежко *568*
Переяславцева *617*
Петунников 347
Писарев *537—539*
Плато *450*
Прево *580*
Пруо 476

Рабль *587*
Райт *558*
Ральсто *631*
Ратке 86, 125—127, 148, 163, 214, *550*
Ратцель 125, 153
Ремак 24, 127, 153, *551*, *562*, *568*, *610*
Рейхерт 10, 174, 208
Робен 524, *627*
Розенберг 164
Роковица 476
Рускони *551*

Светлов *627*, *628*
Северцов *634*
Сен-Лу 501, 502
Сеченов *537*, *583*, *620*
Смарда 423
Старлинг *637*
Стенструп 361
Стида 398, 399
Стуарт *540*
Суслов *617*

Таку Комаи *572*
Тимирязев *539*, *621*

Тихомиров *617*, *631*
Тищенко *541*
Третьяков *634*
Тульберг *586*

Уилл *631*
Уитмен 524, 526
Ульянин 345, 346, *617*
Умов *582*, *583*
Усов 347
Успенский *582*

Фаусек *617*
Фейербах *537*
Фельцков *631*
Филатов *628*
Филиппи 324, 325
Фогт *564*, *610*
Фоль *588*
Френцель 448, 451
Фулинский *632*

Холодковский *617*
Хржонщевский 433, *568*, *637*
Хун *608*

Цаддах 127, 128
Ценковский *539*

Чернышевский *536*, *537*
Чистяков *627*

Швангарт *630*, *631*
Шварце *631*
Шевяков 518, *606*, *617*
Шелгунов *538*
Шиккер 131
Шимкевич *572*, *588*, *617*
Шиндлер 423, 451
Шнейдер 46, 345, 517, *617*, *643*, *644*
Штрайх *557*, *566*, *625*, *636*
Штриккер 405, *565*
Шульгин *580*
Шульце 17, 18, 20, 395, *551*

Эйзиг 434, 458, *627*
Эрлих 437, 452
Эшерих *631*

Якоби *541*

СПИСОК РАБОТ А. О. КОВАЛЕВСКОГО*

(Сост. Н. М. Артемов)

1861

*1. Ueber die Einwirkung von Sulfophosphorsäure-Anhydrid auf Methyl- und Amyl-Alkohol. Ann. der Chem. u. Pharm., CXIX, 3, 103—113.

*2. Ueber das Vorkommen des Metastyrols. Ann. d. Chem. u. Pharm., CXX, 1, 66—68.

1864

3. Анатомия морского таракана *Idothea entomon* и перечень ракообразных, которые встречаются в водах С.-Петербургской губернии. Из кн.: «Естественно-исторические исследования С.-Петербургской губернии, производимые членами Русского энтомологического общества в С.-Петербурге». СПб., I, 241—265, 6 табл.

1865

4. История развития *Amphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lumbricum*. Диссертация для получения степени магистра зоологии. СПб., стр. 47, 3 табл.**

---

* Полного и точного списка всех опубликованных в печати сочинений А. О. Ковалевского до настоящего времени нет. Среди ранее опубликованных списков наиболее подробны: список (77 названий), составленный В. В. Заленским (Изв. Акад. Наук, XXII, 1, 1905), список (83 названия) Кнорре (1940) и Догеля (1945); но и они неполны, а главное — неточны. В предлагаемом мною списке использованы почти все доступные в Москве (1940) библиографические материалы. Однако и этот список, вероятно, не охватывает всех напечатанных Ковалевским сочинений, если учесть, что библиографическая работа в прошлом веке была еще очень плохо налажена. При составлении списка я стремился к возможно более точному библиографическому описанию, для чего описания почти всех указанных в списке работ были сличены с оригиналами.

Звездочкой отмечены работы, не вошедшие в списки Заленского и Кнорре. В квадратных скобках указаны или даты представления рукописей для напечатания, или даты, проставленные самим автором, или даты устной публикации (доклада) данной работы.

** Реферат на фр. яз. см. Arch. Sci. Phys. Nat. XXVIII, 1866, p. 193—195. На англ. яз. Ann. Mag. Nat. Hist. XIX, 1866, стр. 69—70.

1866

5. Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Loxosoma neapolitanum sp. n. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII sér., X, N 2, 10 стр., 1 табл. [30 нояб. 1865].

6. Anatomie des Balanoglossus delle Chiaje. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII sér., X, N 3, 18 стр., 3 табл. [11 янв. 1866]. *

7. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb, VII sér., X, N 4, VIII+28 стр., 5 табл. [30 нояб. 1865]. **

8. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII sér., X, № 15, 16 стр., 3 табл. [1 нояб. 1866]. ***

9. Краткий учебник зоологии (Библиотека кратких учебников по всем отраслям естествознания). Изд. В. Ковалевского. СПб., кн. 1.

1867

10. Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb. VII sér., XI, № 3, 36 стр., 5 табл. (совместно с Ф. Овсянниковым) [22 март. 1886].

11. Entwickelungeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb. VII sér., XI, № 4, 17 стр., 3 табл. [20 дек. 1866].

12. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb. VII sér., XI, № 6, 8 стр., 1 табл. [1 ноября 1866].

13. Анатомия и история развития *Phoronis*. Прилож. к т. XI Зап. Акад. Наук, № 1, СПб. 35 стр., 2 табл.****

---

* Реферат на англ. яз. см. Ann. Mag. Nat. Hist. XX, 1867, стр. 230—232.

** Реферат на англ. яз. см. Ann. Mag. Nat. Hist. XX, 1867, стр. 228—229.

*** Подробное извлечение из этой работы на английском языке, написанное проф. М. Фостером, см. Quart. Jour. of micr. Sci. X, 1870, стр. 59—69. Это извлечение, в которое включено изложение работ Ковалевского над развитием *Amphioxus*, было написано по специальному заказу редакторов указанного журнала.

**** Докторская диссертация Ковалевского, которую он защитил в Петербурге весной 1867 г.

1868

*14. Untersuchungen über die Entwickelung der Coelenteraten. Nachr. v. d. K. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen, № 7, 154—159 [Апр. 1868].

15. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tunikaten. Nachr. v. d. K. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen, № 19, 401—415 [13 сент. 1868].*

1869

16. Die Entwickelungsgeschichte der Störe. Vorläufige Mitteilung. Mél. biol., Bull. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII, № 2, 171—183. (совм. с Ф. Овсянниковым и Н. Вагнером).**

*17. Краткий учебник зоологии. 2-е, вполне переделанное издание. Изд. В. Ковалевского. СПб., 580 стр.

1870

18. Заметка о моей поездке на Каспийское море. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 1, 19—20 [18 окт. 1869].

19. Предварительное сообщение об эмбриологических исследованиях червей и членистых. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 1, 21—26 [18 окт. 1869].

20. Почкование *Perophora Listeri* Wiegm. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 1, 79—100, 4 табл. [15 нояб. 1869].***

21. О планариеобразном самце бонелии. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 1, 101—107, 1 табл. [15 нояб. 1869].****

22. Заметка о строении пищеварительного канала у планарий *Dendrocoela*. Зап. Киевск. общ. Естествоисп., I, в. 1, 109—110. 1 рис. [15 нояб. 1869].

23. К истории развития акул по наблюдениям над *Mustelus laevis* и *Acanthias vulgaris*. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 2, 163—187, 2 табл. [13 дек. 1869].

---

* Ср. A. Kowalevsky. Zur Entwickelungsgeschichte der Tunicata. Zschr. f. d. Gesammten Naturwiss., Bd. 32, S. 343—344.

** Подробное извлечение на франц. яз. см. Rev. d. Sci. Natur., 4, 1875—1876, p. 146—151.

*** Полный перевод этой работы на франц. яз. см.: Kowalevsky. Sur le Bourgeonnement du Perophora Listeri Wiegm. (Traduit du Russe par. A. Giard). Rev. d. Sci. Nat., III, Sept. 1874, p. 213—235+3 pl.

**** Полный перевод этой работы на франц. яз. см.: Kowalevsky. Du mâle planariforme de la Bonélie. Rev. d. Sci. Nat., IV, 1875—1876, p. 313—320.

24. Развитие яиц у *Sternaspis thalassemoides* Otto. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 2, 287—290, 1 табл. [19 янв. 1870].

25. К истории развития *Amphioxus lanceolatus*. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 3, 327—338, 1 табл. [13 дек. 1869].

26. К истории развития черепахи (*Emys europaea*). Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., I, в. 3, 378—385, 1 табл. [7 фев. 1870].

*27. В собрание Киевского общества естествоиспытателей. Предложение [о снаряжении экспедиции в Красное море для исследования фауны]. Зап. Киевск. общ. естествоисп., I, в. 2, 299—302 [19 янв. 1870].

*28. В собрание Киевского общества естествоиспытателей. Предложение [об устройстве двугодичных систематических курсов по предметам естественных и математических наук]. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., I, в. 2, 295—298 (совм. с Я. Я. Вальцем) [19 янв. 1870].

*29. Программа лекций по зоологии. Зап. Киевск. общ. естество-исп., I, в. 3, 413—417 (совм. с Н. Бобрецким) [17 мар. 1870].

1871

30. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII Sér., XVI, № 12, 70 стр., 12 табл. [18 ноябр. 1869].

31. Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. f. Micr. Anat., VII, 101—130, 4 табл.

*32. О деятельности наших съездов (речь). Из кн.: «Труды третьего съезда русск. естествоисп. в Киеве, происх. с 20 по 30 авг. 1871 г.», Киев, 1873, стр. 55—58.

33. О размножении морских звезд делением и почкованием. Из кн.: «Труды третьего съезда русск. естествоисп. в Киеве, происх. с 20 по 30 авг. 1871 г.», Киев, 1873 (Проток. зас. по отд. зоол., анатом. и физиол., 3—4).*

34. Об анатомии и истории развития *Thalassema*. Из кн.: «Труды третьего съезда русск. естествоисп. в Киеве, происх. с 20 по 30 авг. 1871 г.», Киев, 1873, стр. 24—25.

35. О бесполом размножении *Amauroecium*. Из кн.: «Труды третьего съезда русск. естествоисп. в Киеве, происх. с 20 по 30 августа 1871 г.», Киев, 1873, стр. 25.

---

* Перевод работ № 33, 34 и 35 на немец. яз. см. Zschr. f. wiss. Zool., XXII, 3, 1872 (пер. Ковалевского, см. № 36).

1872

*36. Sitzungsberichte der zoologischen Abtheilung der III. Versammlung russischer Naturforscher in Kiew. Zschr. f. wiss. Zool., XXII, 3, 283—304.

*37. Предварительный доклад Обществу естествоиспытателей при Университете св. Владимира о промерах в Черном море. Зап. Киевск. общ. естествоисп., III, в. 1, 33—37 [8 февр. 1872].

1873

38. Наблюдения над развитием *Coelenterata*. Изв. Общ. люб. естествозн., антроп. и этногр., X, в. 2, 1—36, 8 табл.*

1874

39. Наблюдения над развитием *Brachiopoda*. Изв. Общ. люб. естествозн., антроп. и этногр., XIV, 1—40, 5 табл. [6 дек. 1873].**

40. Ueber die Knospung der Ascidien. Arch. f. micr. Anat., X, 441—470, 2 табл.

1875

41. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma. Arch. f. micr. Anat., XI, 598—635, 5 табл.

1876

42. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Arch. f. micr. Anat., XIII, 181—208, 2 табл.

1879

43. Ueber die Entwickelung der Chitonen (Vorläufige Mittheilung). Zool. Anz., II, № 37, 469—473.

---

* Одна глава этой работы целиком переведена на франц. яз., см.: A. Kowalevsky. Du développement des Actinies (Traduit par Marion). Rev. d. Sci. Natur., IV, 1875, p. 15—26.

** Подробное извлечение (с рис.) на франц. яз. см.: A. Kowalevsky. Observations sur le développement des Brachiopodes. Analyse par M. M. Oehlert et Deniker. Arch. Zool. exp. et gén., 2 sér., I, 1, p. 57—76 (15 fig.).

44. Zur Entwickelungsgeschichte der Alcyoniden, Sympodium coralloides M.-Edw. und Clavularia crassa M.-Edw. Zool. Anz., II, № 38, 491—493.

45. О Coeloplana Metschnikowii. Из кн.: «Речи и протоколы VI съезда русск. естествоисп. и врачей в СПб. с 20 по 30 дек. 1879». СПб., 1880, Отд. II, 52—54.

*46. О строении двух новых форм из рода *Neomenia*. Речи и протоколы VI съезда русск. естествоисп. и врачей в СПб. с 20 по 30 дек. 1879. Отд. II, 85—86.

1880

*47. Ueber Coeloplana Metschnikowii. Zool. Anz., III, № 51, 140.**

*48. Bau und die Lebenserscheinungen von Neomenia gorgonophilus n. sp. Zool. Anz., III, № 53, 190—191.

1881

49. Neomenia gorgonophila. Изв. Общ. люб. естествозн., антроп. и этногр. (прот. зас.), XXXVII, в. 1, 181—186, 2 табл. [5 окт. 1880].

50. О Neomenia corallophila и Coeloplana Metschnikowii. Изв. Общ. люб. естествозн., антроп. и этногр., XXXVII, в. 4, 5 стр., 2 табл.

1882

*51. К истории развития хитонов. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., VIII, в. 1, 1—2 [12 мар. 1882].

52. Weitere Studien über die Entwickelung der Chitonen. Zool. Anz., V, № 113, 307—310.

53. Etudes sur les Neomenia. Zool. Anz., V, № 103, 61—64 (совм. с A. F. Marion).***

---

* Перевод на франц. яз. см.: Un nouveau type de transition, Coeloplana Metschnikowii (traduit par A. Giard). Bull. scientif. dép. du Nord., 1880, p. 251—252.

** Эта заметка, как и следующая (№ 48), собственно не принадлежат перу Ковалевского. Обе заметки представляют собой рефераты (почти точные переводы) резюме докладов Ковалевского на VI съезде русских естествоиспытателей и врачей и помещены в отчете об этом съезде, написанном Брандтом (Verhandlungen der zoologischen Section der VI Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte). Я помещаю их в списке работ Ковалевского под самостоятельными номерами ввиду их особого значения. С важнейшим открытием Ковалевского (*Coeloplana*) западноевропейские ученые познакомились главным образом по этому реферату, и в литературе постоянно имеются ссылки на него.

*** Ср.: Kowalevsky A. et A. F. Marion. Études sur les Neomenia. Arch. Zool. expér. et génér., X, № 3, Notes, p. XXXIII—XXXV.

54. Sur le développement des Alcyonaires. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), XCV, № 13, 562—565 (совм. с A. F. Marion).

1883

55. Documents pour l'Histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Musée de l'Hist. Naturelle de Marseille, I, № 4, 7—43, 5 табл. (совм. с A. F. Marion).*

56. Embryogénie du Chiton Polii (Philipii) avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons. Ann. Musée de l'Hist. Naturelle de Marseille. Zoologie, I, № 5, 5—37, 8 табл.

57. Etude sur l'embryologie du Dentale. Ann. Musée de l'Hist. Naturelle de Marseille. Zoologie, I, № 7, 7—46, 8 табл.

58. Matériaux pour servir à l'histoire de l'Anchinie. Journ. de l'Anat. et de Physiol., XIX, 1—22, 3 табл. (совм. с J. Barrois).**

*59. Отчет о заграничной командировке 1881/82 г. Зап. Новоросс. универ., 35, 463—471.

*60. Предложение об избрании Заленского и Репяхова. Зап. Новоросс. универ., 35, 238.

*61. Речь памяти Дарвина. Протоколы VII съезда русских естествоисп. и врачей в Одессе с 18 по 28 авг. 1883 г. Одесса, 1883, стр. 16.

*62. Речь памяти Кесслера. Протоколы VII съезда русских естествоисп. и врачей в Одессе с 18 по 28 авг. 1883. Одесса, 1883, стр. 16.

1884

63. Zur Entwickelungsgeschichte der Lucernaria (Vorläufige Mittheilung). Zool. Anz., VII, № 184, 712—717 [14 окт. 1884].

1885

*64. Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zool. Anz., VIII, № 186, 98—103; № 189, 123—128; № 190, 153—157.

1886

65. К истории развития кавказского скорпиона (*Androctonus ornatus*). Предварительное сообщение. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XI, в. 1, 39—55 (совм. с М. Шульгиным).

---

* Рефераты на англ. яз. см.: Ann. of Nat. Hist. (5), v. X, p. 413—415; Journ. R. Microscop. Soc. London (2), v. II, P. 6, p. 797.

** Полный перевод на англ. яз. (с рис.) см.: Kowalevsky A. a. Barrois J. Materials towards the History of Anchinia. Ann. of Nat. Hist. (5), v. 12, p. 1—20+3 pl. Краткий реферат — Journ. R. Microscop. Soc. London (2). v. III, p. 642—643.

66. Zur embryonalen Entwickelung der Musciden. Biol. Ctrbl., VI, № 2, 49—54.

67. Zum Verhalten des Rückengefässes und des guirlandenförmigen Zellenstrangs der Musciden während der Metamorphose. Biol. Ctrbl., VI, № 3, 74—79.

*68. Zur Entwickelungsgeschichte des Scorpions (Androctonus ornatus). Biol. Ctrbl., VI, № 17, 525—532 (совм. с М. Шульгиным).

*69. Organisation du Lepidomenia hystrix nouveau type de Solénogastre. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 103, 757—759 (совм. с A. F. Marion).

1887

70. Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. 1 Theil. Zschr. f. wissh. Zool., XLV, 542—588, 5 табл.

1888

*71. Sur les espèces de proneomenia des côtes de provence. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 106, № 8, 529—532 (совм. с A. F. Marion).

1889

*72. О выделительных органах беспозвоночных животных. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XIV, в. 1, 79—84.

73. О выделительных органах некоторых насекомых, пауков и многоножек. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XIV, в. 2, 201—205.

74. Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biol. Ctrbl., IX, № 2, 33—47; № 3, 65—76; № 4, 127—128.*

*75. Contributions à l'Histoire des Solénogastes au Aplacophores. Ann. Musée de l'Hist. Naturelle de Marseille. Zoologie, III, № 1, 77, 7 табл. (совм. с A. F. Marion).

1890

*76. В Совет Новороссийского общества естествоиспытателей. Заявление [об организации Севастопольской биологической станции]. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XV, № 2, III—VII.

---

* Подробное извлечение из этой работы на франц. яз. см.: Kowalevsky A. Recherches sur les organes de l'excrétion. (Extr. par. Y. Delage). Arch. Zool. expér. et génér. (2), VII, № 4. Notes, p. XXXIV—XLII. Реферат на англ. яз. — Journ. R. Microscop. Soc. London, 1889, III, p. 368—369.

77. О селезенке у моллюсков. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., XV, в. 2, 175—186.

78. О превращении личинок асцидий и об образовании мантии. Вестн. естествозн., I, № 9, 378—390 [10 нояб. 1890].

1892

79. Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorogane der Pantopoden. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII sér., XXXVIII, № 12, 9 стр., 1 табл. [18 мар. 1892].*

80. Einige Beiträge zur Bildung des Mantels bei Ascidien. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VII sér., XXXVIII, № 10, 20 стр., 2 табл. [15 янв. 1892].**

81. Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Travaux du Congrès Internat. de Zool. à Moscou en 1892. Moscou, 1893, 1—43, 4 табл.

*82. О жировом теле у насекомых, пауков и многоножек. Труды СПб. общ. естествоисп., XXIII, 1. Зоология, 53—57.

83. Отзыв о сочинении И. И. Мечникова «Embryologische Studien an Medusen». Зап. Акад. Наук, 68, 135—137.

84. Отзыв о работах В. В. Заленского. Зап. Акад. Наук, 68, 137—138.

1894

85. Sur le coeur de quelques Orthoptères. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 119, № 7, 409—411.

86. Étude sur le coeur de quelques Orthoptères (Communication préliminaire). Arch. Zool. expér. et génér., II, 485—490.

87. Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés (Communication préliminaire). Mél. Biol. Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., XIII, 437—459 [10 нояб. 1893].***

1895

88. Исследования о лимфатической системе насекомых и многоножек. Изв. Акад. Наук (5), II, № 1, 1—8 [30 нояб. 1894].****

* Реферат на англ. яз. см.: Journ. R. Microscop. Soc. London, 1892, VI, p. 784.

** Реферат на англ. яз. см.: Journ. R. Microscop. Soc. London, 1892, VI, стр. 776.

*** Реферат на англ. яз. см.: Journ. R. Microscop. Soc. London, 1894, 1, стр. 41—42.

**** Реферат на немец. яз. см.: Zool. Centralbl., 1895, II, 2, S. 49.

89. О лимфатических железах у *Nereis cultrifera* и *Halla parthenopeia*. Изв. Акад. Наук, III, № 2, 127—128 [31 мая 1895].

*90. Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., III, № 2, 129—130.

91. Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 121, № 2, 106—108.

92. Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Com. rend. des Séan. du 3-me Congr. Internat. de Zool. Leyde, 16—21 Sept. 1895; Leyde, 1896, 501—530.*

93. Sur les glandes lymphatiques de quelques Néréides. Com. rend. des Séan. du 3-me Congr. Internat. de Zool. Leyde, 16—21 Sept. 1895; Leyde, 1896, 526—530, 1 табл.

*94. Étude biologique de quelques Hirudinées. Com. rend. des Séan. du 3-me Congr. Internat. de Zool. Leyde, 16—21 Sept. 1895; Leyde, 1896, 484—486.

1896

95. Étude biologique de quelques Hirudinées. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 122, № 4, 165—168.**

96. Étude des glandes lymphatiques de quelques Myriapodes. Arch. Zool. expér. et génér., III, 591—614, 3 табл.

97. Étude sur l'anatomie de l'Acanthobdella peledina Grube et l'Archaeobdella Esmontii (Communication préliminaire). Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., V, № 1, 1—4.

98. Étude sur l'anatomie de l'Acanthobdella peledina (Communication préliminaire). Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., V. № 4, 263—274 [28 авг. 1896].

99. Étude sur l'anatomie de l'Archaeobdella Esmontii de O. Grimm. Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., V, № 5, 331—335 [25 сент. 1896].

1897

100. Études biologiques sur les Clepsines. Mém. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., VIII sér., V, № 3, 15 стр., 2 табл. [13 дек. 1895].

101. Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Mém. de l'Acad. des Sci. de St. Pétersb., VIII sér., V, № 10, 18 стр., 2 табл. [13 дек. 1895].

---

* Текст этих трех статей (№ 90, 91 и 92) почти идентичен.

** Текст этих двух статей (№ 94 и 95) почти идентичен.

1898

102. Некоторые данные к истории развития *Archaeobdella Eismontii* и биологии *Clepsine costata*. Тр. СПб. Общ. естествоисп., XXVIII, в. 1, 1—9.

1899

*103. К биологии *Haementeria (Clepsine) costata* Fil. (Müller). Предварительное сообщение. Тр. СПб. Общ. естествоисп., XXX, в. 1, 23—30.

104. Quelques mots sur l'Haementeria (Clepsine) costata de Müller. Com. rend. d. Séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 128, № 19, 1185—1188 [май 1899].

105. Imprégnation hypodermique chez l'Haementeria costata de Müller (Placobdella catenigera de R. Blanchard). Com. rend. d. séan. de l'Acad. des Sci. (Paris), 129, № 5, 261—264.

1900

106. Phénomènes de la fécondation chez l'Helobdella algira (Moquin-Tandon). Mém. de la Soc. Zool. de France, XIII, 66—88, 3 табл.

107. Étude biologique de l'Haementeria costata Müller. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VIII sér., XI, № 1, 66 стр., 10 табл.

108. Отчет о моих зоологических исследованиях в Севастополе летом 1899 года (Предварительное сообщение). Изв. Акад. Наук, XII, № 2, 193—204 [1 дек. 1899].

109. Отзыв о работах В. М. Шимкевича. Изв. Акад. Наук., XII, № 3, 227—231.

1901

110. Процесс оплодотворения у *Haementeria costata* Müller. Зап. Акад. Наук., VIII сер., XI, № 10, 19 стр., 1 табл. [13 дек. 1900].

111. Sur le genre Chaetoderma. Arch. de Zool. expér. et génér., IX, 261—181.

112. Études anatomiques sur le genre Pseudovermis. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VIII sér., XII, № 4, 28 стр., 4 табл. [28 фев. 1901].

113. Les Hedilidées, étude anatomique. Mém. de l'Acad. d. Sci. de St. Pétersb., VIII sér., XII, № 6, 32 стр., 5 табл. [17 янв. 1901].

*114. Г. де-Лаказ-Дютье. Изв. Акад. Наук, XV, № 3, XLIV—XLVI.

115. Отзыв о работах А. С. Догеля. Изв. Акад. Наук, XIV, № 3, 242—247.

ЛИТЕРАТУРА
ОБ А. О. КОВАЛЕВСКОМ

(Сост. Н. М. Артемов)

1. Абрикосов Г. Г. Рецензия на кн.: В. А. Догель — А. О. Ковалевский. М.—Л., изд-во АН СССР, 1945; Усп. совр. биол., т. XX, в. 2, 1945, стр. 256.

2. Артемов Н. М. Рецензия на кн.: В. А. Догель — А. О. Ковалевский. М.—Л., изд-во АН СССР, 1945; Зоол. журн., т. XXVI, № 2, 1947, стр. 177—180.

3. Бардах Я. Памяти А. О. Ковалевского. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., т. XXIV, в. 2, 1902, стр. 25—31.

4. Биографический словарь профессоров и преподавателей имп. Казанского университета (1804—1904). Под ред. Н. П. Загоскина. Часть 1. Казань, 1904.

5. Биографический словарь профессоров и преподавателей имп. университета св. Владимира (1834—1884). Под ред. проф. В. С. Иконникова. Киев, 1884.

6. Биографический словарь профессоров и преподавателей имп. С.-Петербургского университета за истекшую третью четверть века его существования. 1869—1894. Том I. СПб., 1896.

7. Богданов А. П. Материалы для истории научной и прикладной деятельности в России по зоологии и соприкасающимся с ней отраслям знания, преимущественно за последнее тридцатипятилетие (1850—1888). Том I. Изв. имп. Общ. любит. естеств., антроп. и этногр., т. V; Труды зоол. отд. О-ва, т. III.

8. Бучинский П. — А. О. Ковалевский. Его научные труды и его заслуги в науке. Зап. Новоросс. Об-ва естествоисп., т. XXIV, в. 2, 1902, стр. 1—23.

9. Давыдов К. Н. — А. О. Ковалевский и его роль в создании сравнительной эмбриологии. Природа, 1916, № 4, стр. 463—467; № 5—6, стр. 579—598.

10. Догель А. Александр Онуфриевич Ковалевский (некролог). Журн. мин. нар. просв., 1902, ч. 343, № 10, стр. 41—49.

11. Догель В. А. Александр Онуфриевич Ковалевский (к 100-летию со дня рождения). Вестн. АН СССР, 1940, № 11—12, стр. 121—124.

12. Догель В. А. — А. О. Ковалевский (1840—1901). М.—Л., изд-во АН СССР, 1945, 154 стр.

13. Догель В. А. Эмбриологические работы А. О. Ковалевского в 60—80-х годах XIX в. Научное наследство. Естеств.-научн. серия, т. I, 1948, стр. 206—218.

14. Догель В. А. Корифеи русской эмбриологии. Стенограмма публичной лекции, прочит. в 1948 г. в Ленинграде. Л., 1948, 24 стр.

15. Заболотный Д. К. Академик А. О. Ковалевский (к 25-летию со дня его кончины). Природа, 1926, № 7—8, стр. 20—26.

16. Заленский В. В. О научной деятельности А. О. Ковалевского. Дневник XI съезда русск. естеств. и врачей в СПб. 20—30 дек. 1901.

17. Заленский В. В. А. О. Ковалевский. Изв. АН СССР, т. XV, № 5, 1901, стр. XCI—XCIV.

18. Иванов П. П. — А. О. Ковалевский и значение его эмбриологических работ. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, 1940, стр. 819—830.

19. Кноррс А. Г. — А. О. Ковалевский — основоположник сравнительной эмбриологии (к 100-летию со дня рождения). Усп. совр. биол., т. XIII, в. 2, 1940, стр. 195—206.

20. Ковалевская-Чистович В. А. Александр Онуфриевич Ковалевский. Воспоминания дочери. Природа, 1926, № 7—8, стр. 5—20.

21. Мазурмович Б. Н. Братья Александр и Владимир Ковалевские — выдающиеся русские ученые-дарвинисты. Киев, «Рад. Школа», 1948, 32 стр. (на укр. яз.).

22. Маркевич А. И. Двадцатипятилетие имп. Новороссийского университета. Историческая записка. Одесса, 1890, стр. 457—661.

23. Материалы для биографического словаря действительных членов имп. Академии Наук. Часть 1. Пг., 1914.

24. Метальников С. И. Памяти А. О. Ковалевского. Природа, 1916, № 7—8, стр. 27—30.

25. Мечников И. И. Александр Онуфриевич Ковалевский. Очерк из истории науки в России. Вестн. Европы, 37, кн. 12, дек. 1902, стр. 772—779.

26. Мечникова О. Н. Дружба между А. О. Ковалевским и Ил. Ил. Мечниковым. Природа, 1926, № 7—8, стр. 31—38.

27. Мирек В. Ф. Александр Онуфриевич Ковалевский. Наука и жизнь, 1946, № 1, стр. 43—46.

28. Мирек В. Ф. Александр Онуфриевич Ковалевский (1840—1901). В кн. «Люди русской науки», т. II, М.—Л., 1948, стр. 705—715.

29. Некрасов А. Д. Александр Онуфриевич Ковалевский (к 100-летию со дня рождения). Усп. совр. биол., т. XIII, в. 3, 1940, стр. 537—561.

30. Некрасов А. Д. А. О. Ковалевский и И. И. Мечников как основатели эволюционной сравнительной эмбриологии. Труды совещания по истории естествознания 24—26 дек. 1946 г., М.—Л., 1948, стр. 310—318.

31. Некрасов А. Д. Александр Онуфриевич Ковалевский и его значение в мировой науке. Учен. зап. Моск. гос. ун-та им. Ломоносова, в. 103, 1946, стр. 69—78.

32. Некрасов А. Д. Рецензия на кн.: В. А. Догель — А. О. Ковалевский. М.—Л., изд-во АН СССР, 1945; Сов. книга, 1946, № 6—7, стр. 52—57.

33. Плавильщиков Н. Н. Александр Ковалевский — основатель сравнительной эмбриологии. Естеств. в школе, 1946, № 1, стр. 25.

34. Тихомиров А. Памяти Александра Онуфриевича Ковалевского. Естествознание и география, 1902, № 1, стр. 25—34.

35. Третьяков Д. К. Основоположники сравнительной эмбриологии. Природа, 1940, № 8, стр. 95—104.

36. Шимкевич В. М. — А. О. Ковалевский (некролог). Образование, 1901, № 11, отд. I, стр. 107—114.

37. Шимкевич В. М. — А. О. Ковалевский и его труды. Дневник XI Съезда русских естествоисп. и врачей в СПб. 20—30 дек. 1901.

38. Штрайх С. Я. Из переписки братьев Ковалевских. К столетию со дня рождения А. О. Ковалевского. Сов. наука, 1940, № 7, стр. 99—120.

39. Штрайх С. Я. Новое из биографии А. О. Ковалевского. Усп. совр. биол., т. XX, в. 1, 1945, стр. 61—66.

40. Штрайх С. Я. Из переписки В. О. Ковалевского [из подгот. к печати книги «Переписка братьев А. О. и В. О. Ковалевских». Публикация и примечания С. Я. Штрайха]. Научное наследство, ест.-научн. серия, т. I, 1948, стр. 219—423.

41. Штрайх С. Я. Семья Ковалевских. М., «Сов. писатель», 1948, 392 стр.

42. Hanstein R. Alexander Kowalevsky. Nachruf. Naturwiss. Rundschau, 1902, Bd. 17, № 9, S. 113—115.

43. Ray-Lankaster E. Alexander Kowalevsky. Nature, 1902, v. 66, No 1712, S. 394—395.

44. Tur J. Aleksander Kowalevski, wspomnienie posmiertne. Wszech. 1902, S. 33—34.

45. Vayssi re A. Nécrologie A. Kowalevsky. Journ. de Conchylogie, v. 50, No 1, 1902, p. 110—112.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

История развития *Amphioxus lanceolatus* (перевод с немецкого *С. В. Сапожникова*) 7

История развития простых асцидий (перевод с немецкого *С. В. Емельянова*) 41

Дальнейшие исследования по развитию простых асцидий (перевод с немецкого *С. В. Емельянова*) 79

Эмбриологические исследования червей и членистоногих (перевод с немецкого *А. А. Передельского*, *Р. Л. Берг* и *Г. Н. Кошелевой*) 123

Наблюдения над развитием *Brachiopoda* 267

Дальнейшие исследования истории развития *Amphioxus lanceolatus* вместе с материалами к вопросу о гомологии нервной системы червей и позвоночных животных (перевод с немецкого *С. В. Сапожникова*) 387

О планариеобразном самце бонелии

К познанию экскреторных органов (перевод с немецкого *Р. М. Митрополитанской*) 433

Экспериментальные исследования лимфатических желез беспозвоночных (предварительное сообщение) (перевод с французского *Т. А. Шухгальтер*) 468

Новая лимфатическая железа у европейского скорпиона (перевод с французского *Т. А. Шухгальтер*) 498

Биологические исследования о клепсинах (перевод с французского *Т. А. Шухгальтер*) 501

Подкожное осеменение у *Haementeria costata* Müller (перевод с французского *Т. А. Шухгальтер*) 523

ПРИЛОЖЕНИЯ

От редакции 531

А. Д. Некрасов и *Н. М. Артемов.* Александр Онуфриевич Ковалевский 536

Н. М. Артемов и *А. Д. Некрасов.* Примечания 622

Указатель латинских названий животных 652

Именной указатель 657

Список работ А. О. Ковалевского 661

Литература об А. О. Ковалевском 672

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского Совета Академии Наук СССР

*

Редакторы издательства *Т. А. Детлаф* и *Г. М. Игнатьева.*
Технический редактор *А. А. Киселева*

*

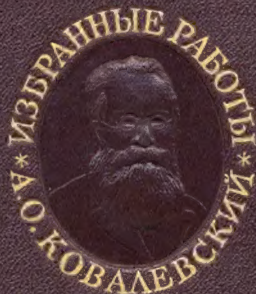
РИСО АН СССР № 2632. Издат. № 2039. Т-05096. Тип. заказ № 1788.
Подп. к печ. 23. VIII 1951 г. Формат. бум. 70Х92[1]/16. Печ. л. 47,09 + 5 вкл.
Бум. л. 21,13. Уч.-изд. л. 33,5. Тираж 4000. Цена в переплете 30 руб.

1-я тип. Издательства Академии Наук СССР Ленинград, В. О., 9-я л. д. 12.

А.О.КОВАЛЕВСКИЙ

ИЗБРАННЫЕ РАБОТЫ





30 руб.